Energiestoffwechsel, Temperaturregulation und Wasserhaushalt beim Plumplori (Nycticebus coucang, Boddaert 1785)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt
von

EWALD FRIEDRICH MÜLLER

aus Hohenwart/Pforzheim

1977

405

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41523702_0045

Energiestoffwechsel, Temperaturregulation und Wasserhaushalt beim Plumplori (Nycticebus coucang, Boddaert 1785)

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt
von

EWALD FRIEDRICH MÜLLER

aus Hohenwart/Pforzheim

1977

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung	23. 6. 1977
Dekan	Prof. Dr. D. Ammermann
1. Berichterstatter	Prof. Dr. E. Kulzer
2. Berichterstatter	Prof. Dr. F.P. Möhres

Gesamtherstellung: aKu–Fotodruck GmbH, 8600 Bamberg

Inhaltsverzeichnis

		Seite
A	Einleitung und Fragestellung	1
B	Material und Methode	3
I.	Versuchstiere und Haltung	3
II.	Geräte und Meßmethoden	3
C	Ergebnisse	6
I.	Tagesgang der Körpertemperatur	6
II.	Tagesgang des Gasstoffwechsels	7
1.	O_2-Verbrauch	7
2.	Respiratorischer Quotient	9
III.	Temperaturregulation	10
1.	Körpertemperatur und Umgebungstemperatur	10
2.	O_2-Verbrauch und Umgebungstemperatur	13
2.1.	Thermische Neutralzone und Ruhestoffwechsel .	13
2.2.	O_2-Verbrauch bei niederen Umgebungstemperaturen	14
2.3.	O_2-Verbrauch bei hohen Umgebungstemperaturen	15
2.4.	RQ und Umgebungstemperatur	16
3.	Thermoregulatorisches Verhalten	16
4.	Thermische Isolation	19
4.1.	Wärmedurchgangszahl des Fells	20
4.2.	Bedeutung der Gefäßbündel in den Extremitäten für den Wärmehaushalt	22
5.	Pulmocutane Wasserabgabe	25
IV.	Temperaturregulation beim Neugeborenen	28
1.	O_2-Verbrauch und Nackentemperatur bei verschiedenen Umgebungstemperaturen	28
2.	Thermogenes Gewebe beim neugeborenen Plumplori	29
V.	Wasserhaushalt	29
1.	Wasserbilanz bei Normalfutter und Trinkwasser ad libitum	31
2.	Wasserbilanz bei schrittweisem Verringern der Wasseraufnahme	33

Seite

3. Konzentrierungsleistung der Niere 34
4. Histologische Untersuchung der Niere 36
VI. Energiebilanz unter neutralen Temperaturbedingungen 38
1. Nahrungsaufnahme 38
2. Verluste durch Kot und Harnstoff 38
3. Umsetzbare Energie und O_2-Verbrauch 39
4. Wärmeverluste über die pulmocutane Wasserabgabe 39
5. Energiebilanz 40

D Diskussion 41

E Zusammenfassung 47

F Literatur 49

A Einleitung und Fragestellung

Die beiden rezenten Unterordnungen der Primaten - Prosimiae und Simiae - lassen sich als selbständige phylogenetische Einheiten bereits im frühen Tertiär nachweisen (Hoffstetter, 1974). Somit sind die Halbaffen stammesgeschichtlich alte Säugetiere, deren Ursprung auf primitive Insektivoren zurückgeht. Ihr heutiges Verbreitungsgebiet beschränkt sich auf die äquatorialen und tropischen Klimazonen Afrikas und Asiens.

Zur Teilordnung Lorisiformes gehören nachtaktive, baumbewohnende Halbaffen, die sich hauptsächlich von Insekten, Früchten, Blättern, Vögeln, Eidechsen und Vogeleiern ernähren (Napier & Napier, 1967). Innerhalb dieser Gruppe zeichnen sich die Galagidae durch flinke Bewegungen und große Sprungkraft aus. Im Gegensatz dazu bewegen sich alle Vertreter der Lorisidae (Plumplori, Schlanklori, Potto und Bärenmaki) auffallend langsam und bedächtig. Sie erinnern in dieser Hinsicht an die Faultiere Süd- und Mittelamerikas, mit denen sie auch eine ähnliche Lebensweise verbindet. Dies führte in beiden Gruppen zur konvergenten Ausbildung anatomischer Besonderheiten (Straus & Wislocki, 1933).

Beim Faultier konnten Irving et al. (1942) und Lemaire et al. (1969) eine sehr niedrige Stoffwechselrate nachweisen. Einen stark reduzierten O_2-Verbrauch fanden Hildwein (1972) und Hildwein & Goffart (1975) auch beim Bärenmaki und Potto. Während jedoch beim Faultier der niedrige Stoffwechsel mit einer ungenauen Temperaturregulation verbunden ist (Absinken der Körpertemperatur bei Kältebelastung bis auf 20 °C), halten Pottos auch bei niederen Umgebungstemperaturen ihre Körpertemperatur weitgehend konstant.

Als gute Temperaturregulatoren erwiesen sich auch die anderen bisher untersuchten Halbaffen. So zeigt die Körpertemperatur der Tupaias[1] zwar ausgeprägte tagesrhythmische

---

[1] Die systematische Stellung der Spitzhörnchen ist nach wie vor umstritten. Sie können jedoch als Modellformen der ursprünglichsten Primaten betrachtet werden.

Schwankungen, sinkt aber bei einer Umgebungstemperatur von 10 °C nicht unter 31 °C (Bradley & Hudson, 1974). Dobler (1976) konnte zeigen, daß beim Senegal-Galago bereits Neugeborene über Stoffwechselreaktionen im Sinne einer Temperaturregulation verfügen. Lediglich vom madegassischen Mausmaki sind im Zusammenhang mit den jahresperiodischen Klimaveränderungen heterotherme Eigenschaften bekannt (Chevillard, 1976).

Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Plumploris wurden bisher noch nicht durchgeführt. Einzelne Messungen der Körpertemperatur (Rudd, 1966) lieferten keine Anhaltspunkte für die temperaturregulatorischen Leistungen dieser Halbaffen. Auch die stichprobenartigen Versuche von Eisentraut (1961) an einem Einzeltier konnten noch keine ausreichende Klarheit schaffen. Eisentraut fand bei Umgebungstemperaturen von 17-27 °C eine hohe Schwankungsbreite der Aktivitätstemperatur von 28,4-36,6 °C. Auf Grund dieser extremen Werte stellte er die Plumploris zu den "niederen Warmblütern".

Ziel der vorliegenden Arbeit war eine Untersuchung des Energiehaushaltes und der Temperaturregulation beim Plumplori, um eine breitere Grundlage für die Beurteilung der thermoregulatorischen Fähigkeiten von Halbaffen zu schaffen. Dazu ermittelte ich bei verschiedenen Umgebungstemperaturen den Gasstoffwechsel und die Veränderungen der Körpertemperatur. Weiterhin untersuchte ich das temperaturregulatorische Verhalten und die pulmocutane Wasserabgabe. In diesem Zusammenhang war die Erstellung einer Wasserbilanz notwendig, wozu eine histologische Untersuchung der Niere und die Ermittlung ihrer Konzentrierungsleistung gehörten. Außerdem prüfte ich, in welchem Ausmaß die Loris Wärmeverluste verhindern können (Isolation durch das Fell; Wärmetransport vom Körperinnern zur Peripherie). Die Ergebnisse sollten zu einer Energiebilanz unter neutralen Temperaturbedingungen führen.

Herrn Prof. Dr. E. Kulzer danke ich für die Überlassung des Themas und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit.

B Material und Methode

I. Versuchstiere und Haltung

Für die Versuche standen mir drei weibliche und drei männliche Plumploris zur Verfügung. Davon waren drei Tiere seit mindestens neun Jahren im Besitz des Instituts; drei Loris wurden neu erworben. Das genaue Alter war in keinem Fall bekannt. Soweit feststellbar, gehörten fünf Plumploris der Nominatform Nycticebus coucang coucang, ein großes Weibchen der Rasse N.c.bengalensis an. Das kleinste Tier wog 760 g, das größte 2000 g. Die Loris wurden einzeln oder paarweise in 150 x 100 x 65 cm großen Käfigen gehalten. Die Temperatur im Haltungsraum betrug 25 ± 1 °C, die relative Feuchte 55 ± 10%. Die Tiere waren einem künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel von 13:11 Stunden ausgesetzt (D-Phase von 19^{00} bis 6^{00} Uhr; L-Phase mit 40-60 Lux, D-Phase mit 0,1-0,4 Lux).

Das Futter bestand in der Hauptsache aus Bananen, Äpfeln, Salat und Mehlwürmern. Diese Grundnahrung wurde ergänzt durch Eintagsküken, Apfelsinen, andere Früchte und Heuschrecken. Mindestens einmal jede Woche wurde dem Futter ein Vitaminpräparat (Protovita) und Futterkalk (Vitakraft) zugesetzt. Die Plumploris waren daran gewöhnt, aus den in der Nagetierhaltung gebräuchlichen Wasserflaschen zu trinken. Auf Veränderungen der Haltungsbedingungen und der Futterzusammensetzung wird an entsprechender Stelle eingegangen.

II. Geräte und Meßmethoden

Die Rektaltemperaturen ermittelte ich mit zwei elektronischen Thermometern (Thermophil, Fa. Ultrakust, und Digital 2500 Sekunden-Thermometer, Fa. Testoterm; Meßgenauigkeit ± 0,2 °C). Die Meßfühler konnten 21 bzw. 80 mm tief ins Rektum eingeführt werden.

Zum Bestimmen der Hauttemperaturen benützte ich einen speziellen Oberflächenfühler in Verbindung mit dem Meßgerät Therm 3240 (beide von der Fa. Ahlborn Meß- und Regeltechnik, Holzkirchen). Dabei wurde das Gerät in Stellung "Tauchmessung" betrieben. Das Ablesen des Meßwertes erfolgte nach ca. 1 Minute.

Die Untersuchungen des Gasstoffwechsels wurden alle nach dem offenen Prinzip durchgeführt. Dabei benützte ich Meßgeräte von Hartmann und Braun (Oxytest S und Uras MT) sowie von Beckman (Oxygen Analyzer G 2); beide Sauerstoffmeßgeräte hatten einen Meßbereich von 19-21%. Der Versuchsaufbau entsprach im wesentlichen der bei Weigold (1973) beschriebenen Anordnung. Die Küvette mit dem Versuchstier befand sich in einem Temperaturschrank (Fa. Ehret), in dem die gewünschte Temperatur auf ± 0,2 °C genau eingestellt werden konnte. Mit einer Membranpumpe wurden je nach Versuchsbedingungen und Küvettengröße 45-108 l Luft/h (STPD) durch die Apparatur gesaugt. Die Registrierung der Meßwerte erfolgte entweder mit einem

Punktdrucker (Wärmetechnik Stuttgart KG, Typ NSK) oder mit einem Circuit-Schreiber (Fa. Honeywell, Typ Electronic 15). Zur Berechnung des Gasstoffwechsels benützte ich die Methode von Depocas & Hart (1957); eine Korrektur hinsichtlich des CO_2-Gehaltes der Ausatmungsluft wurde nicht durchgeführt. Alle Angaben zum O_2-Verbrauch und zur CO_2-Abgabe sind auf Standardbedingungen (STPD) bezogen. Vor und nach jedem Versuch ermittelte ich das Gewicht und die Rektaltemperatur.

Zum Messen der Wärmedurchgangszahlen verschiedener Fellproben verwendete ich ein Gerät, das nach dem gleichen Prinzip arbeitet wie die von Scholander et al. (1950) benutzte Apparatur. Dazu wird eine Aluminiumplatte (4 x 4 cm), die mit verschiedenen Materialien isoliert werden kann, auf 36 °C aufgeheizt. Als Meßgröße bestimmte ich die Wärmemenge, die notwendig ist, um die Platte gegenüber einer Umgebungstemperatur von 26 °C auf dieser Temperatur zu halten. Zum Eichen der Versuchsanordnung diente eine Styroporplatte mit bekannter Wärmedurchgangszahl. Ein Blockschaltbild des Meßgerätes findet sich bei van Ackeren (1976). [1]

Die Ermittlung der pulmocutanen Wasserverluste erfolgte mit einer ähnlichen Anordnung wie die Registrierung des Gasstoffwechsels. Die Loris befanden sich dazu in einem kunststoffbeschichteten Drahtkäfig, der in einer 52 x 51 x 38 cm großen Küvette stand. Urin und Kot wurden unter Paraffinöl aufgefangen. Über $CaCl_2$ vorgetrocknete Luft wurde je nach Versuchsbedingungen mit einer Rate von 72-108 l/h (STPD) durchgesaugt. Die relative Feuchte in der Küvette lag zwischen 65 und 95%. Nach dem Verlassen der Atmungsküvette wurde die Luft erwärmt, um ein Kondensieren zu verhindern. Zum Auffangen des Wassers diente ein Gefäß mit $CaCl_2$, dem vier U-Rohre mit Sicapent (Fa. Merck) nachgeschaltet waren. Die U-Rohre waren parallel angeordnet, um die Strömungsgeschwindigkeit der Luft herabzusetzen. Nach dem Trocknungsvorgang wies die Luft noch eine relative Feuchte von 8-10% auf. Das über $CaCl_2$ und Sicapent aufgefangene Wasser wurde durch Wiegen der Trocknungsgefäße vor und nach jedem Versuch bestimmt. Der Wassergehalt der in die Küvette eintretenden Luft wurde auf gleiche Weise in einem parallelen Luftstrom ermittelt. Durch Subtraktion vom Wassergehalt der Küvettenluft konnte so der pulmocutane Wasserverlust errechnet werden. Die Registrierung der Wasserabgabe erfolgte frühestens drei Stunden nach Versuchsbeginn, um die Einstellung konstanter Verhältnisse in der Küvette zu gewährleisten.

Die Wasserbilanzen erstellte ich in einer Temperaturkammer bei 25 $\pm$ 1 °C. Die relative Feuchte lag bei 55 $\pm$ 5%. Die Plumploris befanden sich während der Dauer eines Diätprogramms in Drahtkäfigen (36 x 36 x 40 cm) mit 2 cm Maschenweite. Dies gewährleistete ein Durchfallen des Kotes. Die

---

[1] Herrn M. Kulzer danke ich für den Bau des Gerätes zur Bestimmung der Wärmedurchgangszahlen.
Das Forschungsinstitut für Wärmeschutz e.V., München, stellte geprüftes Material zur Eichung des Gerätes zur Verfügung.

Käfige waren über einem Trichter aus Stahlblech mit einer oberen Kantenlänge von 40 cm angebracht. Alle metallischen Teile der Apparatur waren mit Kunststoff beschichtet [1]. Die Trennung von Kot und Urin erfolgte mittels einer Glasbirne, die in die Öffnung des Auffanggefäßes eingesetzt wurde. Diese Birne besaß drei aufgeschmolzene Glasnähte, die dafür sorgten, daß zwischen dem Rand des Auffanggefäßes und der Glasbirne ein Spalt von ca. 2 mm freiblieb. In diesen Spalt floß der Urin, während der Kot auf den Boden eines Kastens fiel, in den die ganze Apparatur eingesetzt war.

Der Urin wurde unter Paraffinöl aufgefangen. In einigen Fällen war es notwendig, ihn sofort nach der Abgabe mit einer Pipette aufzusammeln. Bis zur weiteren Verarbeitung wurde er im Kühlschrank bei 4 °C aufbewahrt. Die Bestimmung des pH-Wertes erfolgte in der Regel mit Spezial-Indikatorpapier. Standen ausreichende Mengen Urin zur Verfügung, wurde ein pH-Meter (Fa. Metrohm) verwendet. Die Gefrierpunktsbestimmungen führte ich mit einem Kryoskopiegerät der Fa. Knauer, Berlin, durch. Der Harnstoffgehalt des Urins wurde mit der Berthelot-Reaktion (Merckotest) im Photometer (Fa. Eppendorf, Typ 1101 M) bei 578 nm ermittelt.

Um den Wassergehalt des Kotes zu bestimmen, wurde im Laufe eines jeden Diätprogramms frischer Kot gesammelt und in einem Wärmeschrank bei 105 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Auf weitere methodische Einzelheiten wird an den entsprechenden Stellen eingegangen.

---

[1] Für die Ausführung der Beschichtung danke ich der Fa. Resicoat, Bosch-Gruppe, in Reutlingen.

C Ergebnisse

I. Tagesgang der Körpertemperatur

Die große Bedeutung tagesperiodischer Rhythmen für die Planung und Beurteilung von Versuchen wurde von Aschoff (1964) dargestellt. Entsprechend den Aktivitäts- und Ruhezeiten der dunkelaktiven Plumploris zeigt auch ihre Körpertemperatur einen ausgeprägten Tagesgang. Für die Auswertung der Stoffwechselversuche war dessen Kenntnis von entscheidender Bedeutung.

Den in Abb. 1 dargestellten Werten liegen Messungen an drei Tieren unter normalen Haltungsbedingungen zugrunde. Für je-

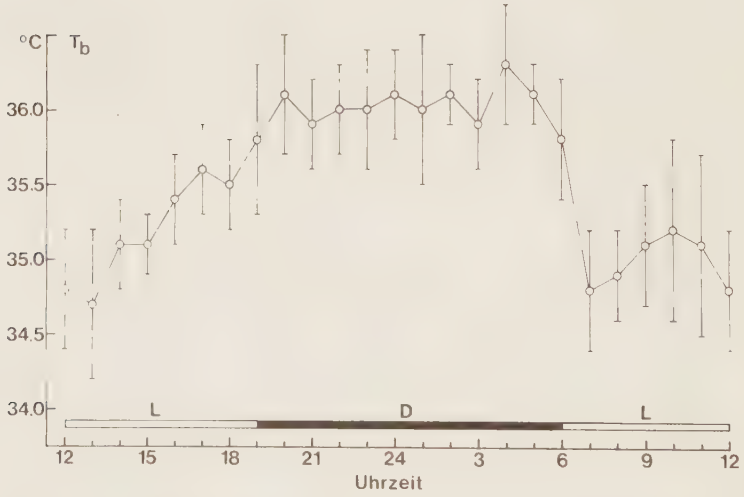

Abb. 1: Tagesgang der Rektaltemperatur ($\bar{x} \pm$ S.D.) von drei Plumploris (2 Weibchen, 1 Männchen). Mindestens 6 Messungen für jede volle Stunde.

de volle Stunde wurde an jedem Tier mindestens zweimal die Rektaltemperatur ermittelt. Die Messungen erstreckten sich über einen Zeitraum von drei Monaten. Es wurden pro Tag nicht mehr als drei Messungen und diese in einem Abstand von mindestens zwei Stunden durchgeführt.

Die Kurve zeigt einen engen Zusammenhang zwischen Aktivität und Höhe der Körpertemperatur. Die beiden Maxima zu Anfang und Ende der Aktivitätszeit sind deutlich zu erkennen. Der höhere Gipfel liegt am Ende der Dunkelperiode. Dies stimmt mit der von Seitz (1967) ermittelten Aktivitätskurve vom Alternans-Typ überein.

Die mittlere Körpertemperatur während der Ruhezeit betrug 35,1 °C; während der Aktivität stieg sie auf 36-36,5 °C. Ihren tiefsten Punkt erreichte die Rektaltemperatur nach dem Einschlafen gegen 7^{00} Uhr; hier erfolgte innerhalb einer Stunde ein Abfall von 36 auf 34,8 °C. Ein zweites Minimum trat um die Mittagszeit auf.

Die Messungen zeigen eine beträchtliche Schwankungsbreite der Körpertemperatur: Der niedrigste Wert betrug 33 °C (8^{00} Uhr), der höchste 37 °C (4^{00} Uhr). Die Variabilität der Körpertemperatur beruht jedoch nicht nur auf tagesrhythmischen Veränderungen; daneben treten auch beträchtliche individuelle Unterschiede auf. Nicht selten stellten sich sogar beim gleichen Tier und zur selben Stunde an aufeinander folgenden Tagen Abweichungen bis zu 1,5 °C ein.

II. Tagesgang des Gasstoffwechsels

1. O_2-Verbrauch

Bei diesen Versuchen wurden die Loris zwischen 8^{00} und 9^{00} Uhr in eine Plexiglasküvette mit einem Volumen von ca. 11,5 l gebracht. Der Luftdurchsatz betrug 45-55 l/h (STPD). Ausgewertet wurde die Zeit von 12^{00} bis 12^{00} Uhr. Alle Versuche wurden bei T_a = 26 °C durchgeführt. Die Lichtverhältnisse in der Küvette lagen bei 35 Lux (L-Phase) bzw. 0,01 Lux (D-Phase).

Wie die Körpertemperatur zeigt auch der O_2-Verbrauch eine deutliche Korrelation zum Aktivitätsmuster der Plumploris. Mit Beginn der Dunkelheit stieg der Energiestoffwechsel steil an und erreichte gegen 21^{00} Uhr ein erstes Maximum (Abb. 2). Zwischen 22^{00} und 2^{00} Uhr sank der O_2-Verbrauch deutlich ab. In den frühen Morgenstunden (zwischen 5^{00} und

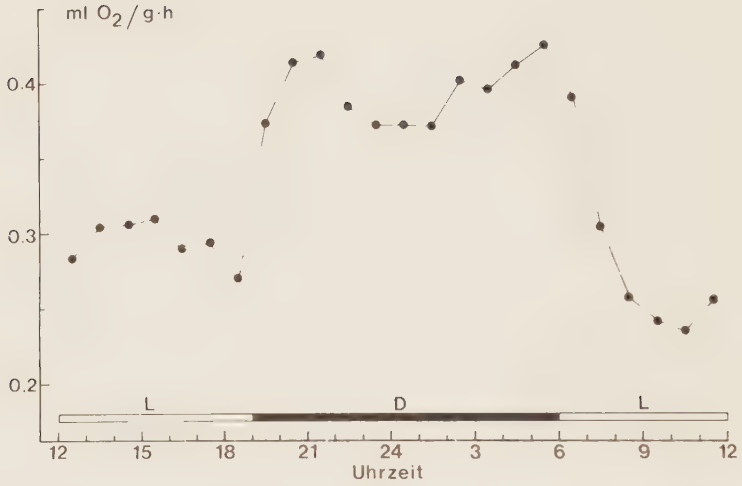

Abb. 2: Tagesgang des O_2-Verbrauchs. Mittelwerte aus acht Versuchen an fünf Tieren. Jeder Punkt entspricht dem mittleren O_2-Verbrauch über einen Zeitraum von 60 Minuten. Mittleres Gewicht der Loris 1160 g.

6^{00} Uhr) erreichte er dann einen zweiten Gipfel. Parallel zum Absinken der Körpertemperatur erfolgte mit Beginn der Helligkeit ein rascher Abfall des O_2-Verbrauchs auf die tiefsten Werte am Vormittag. Nach einem erneuten leichten Anstieg gegen Mittag blieb das Niveau des Stoffwechsels in den Nachmittagsstunden ziemlich konstant und ging vor dem Aufwachen noch einmal deutlich zurück.
Während der Ruheperiode von 6^{00} bis 19^{00} Uhr betrug der mittlere O_2-Verbrauch 0,288 ml O_2/g·h = 1,38 kcal/kg·h. Mit der Aktivität stieg der mittlere Sauerstoffverbrauch in der Zeit von 19^{00} bis 6^{00} Uhr auf 0,393 ml O_2/g·h = 1,89 kcal/kg·h. Das entspricht einer Steigerung um den Faktor 1,36. Vergleicht man die niedrigsten Werte (0,235 ml O_2/g·h zwischen 10^{00} und 11^{00} Uhr) mit den höchsten (0,423 ml O_2/g·h

zwischen 5^{00} und 6^{00} Uhr), so ergibt sich eine Steigerung um den Faktor 1,8. Die Verteilung des Energiestoffwechsels auf Ruhe und Aktivität ist in Tab. 1 dargestellt.

Tab. 1: O_2-Verbrauch (Q = ml O_2/g·h) von fünf Plumploris während Ruhe und Aktivität sowie über 24 Stunden. Mittleres Gewicht der Loris 1160 g; n = 8.

	Q_{min} 1)	Q_{max} 1)	Q_{mittel}	Gesamter Energiestoffwechsel
Ruhe (13 h)	0,235	0,31 2)	0,288	17,94 kcal/kg·13h
Aktivität (11 h)	0,37	0,423	0,393	20,76 kcal/kg·11h
Ruhe + Aktivität (24 h)	--	--	0,336	38,71 kcal/kg·24h

1) Über einen Zeitraum von 60 Minuten.

2) Der Wert von 6^{00} bis 7^{00} Uhr lag mit 0,338 ml O_2/g.h wesentlich höher; es ist jedoch anzunehmen, daß die Loris vor dem Einschlafen noch aktiv waren.

2. Respiratorischer Quotient

Bei fünf Registrierungen des O_2-Verbrauchs über 24 Stunden wurde gleichzeitig die CO_2-Abgabe ermittelt. Die Berechnung erfolgte analog zum O_2-Verbrauch als Mittelwerte über einen Zeitraum von 60 Minuten. Die so erhaltenen RQ-Werte zeigt Abb. 3.

Zwischen 12^{00} und 19^{00} Uhr lagen die RQ-Werte zwischen 0,86 und 0,88. Mit Beginn der Aktivität stieg die CO_2-Abgabe an, wobei RQ-Werte von über 0,9 auftraten. Dann erfolgte ein langsames, aber stetes Absinken; bei Versuchsende lagen die Werte um 0,76. Dies ist sicherlich auf einen verstärkten Fettstoffwechsel der nüchternen Plumploris zurückzuführen.

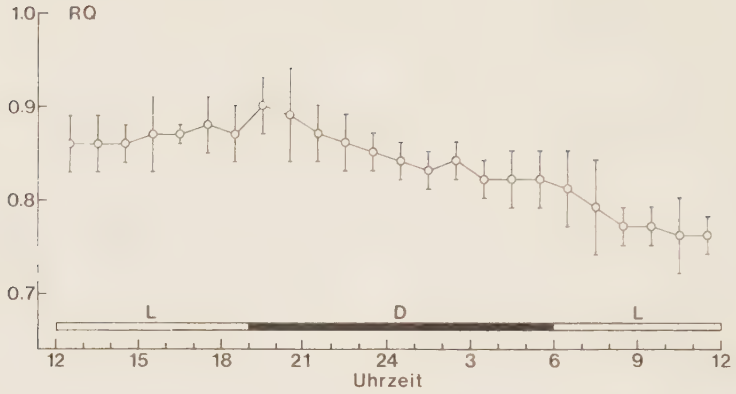

Abb. 3: Veränderungen im RQ im Verlauf von 24 Stunden ($\bar{x} \pm$ S.D.; n = 5). Die Loris hatten ca. 8 Stunden vor Versuchsbeginn kein Futter mehr erhalten.

Für die Ruhezeit ergab sich ein mittlerer RQ von 0,83, für die Aktivitätsperiode von 0,85. Der mittlere RQ über 24 Stunden lag bei 0,84.

III. Temperaturregulation

1. Körpertemperatur und Umgebungstemperatur

Kennzeichnende Eigenschaft homoiothermer Wirbeltiere ist ihre Fähigkeit, die Körpertemperatur zu messen und sie durch physiologische Reaktionen (einschließlich Verhalten und Wärmebildung) auch bei drastischen Veränderungen in der Umgebungstemperatur auf einen Sollwert einzuregulieren (Precht et al., 1973; Swan, 1974).

In Abb. 4 sind die Rektaltemperaturen von fünf Plumploris am Ende der Stoffwechselversuche dargestellt (Dauer der Versuche 5-6 Stunden; T_a = 5-37 °C). Um einen eventuellen Einfluß der relativ engen räumlichen Verhältnisse in der Küvette auszuschließen, wurde in einer zweiten Versuchsreihe die Rektaltemperatur von vier Loris unter normalen Haltungsbedingungen ermittelt (Dauer der Versuche 24 Stunden; T_a = 5-35 °C). Diese Ergebnisse sind in Tab. 2 zusammengefaßt.

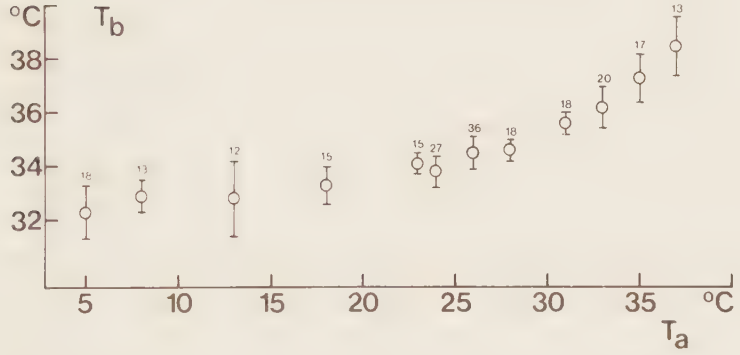

Abb. 4: Rektaltemperaturen am Ende der Messungen des O_2-Verbrauchs ($\bar{x} \pm$ S.D.). Die kleinen Ziffern geben die Zahl der Messungen bei jeder Versuchstemperatur an.

Die Ergebnisse beider Meßreihen unterscheiden sich nur bei höheren Umgebungstemperaturen: Unter Küvettenbedingungen lagen die Rektaltemperaturen nach 5-6 Stunden deutlich höher. Offensichtlich konnten die Plumploris im Haltungskäfig ihre thermoregulatorischen Möglichkeiten mit größerer Wirksamkeit einsetzen als in der Küvette.
Beide Versuchsreihen zeigten jedoch, daß die Rektaltemperatur der Plumploris von der Umgebungstemperatur abhängig ist. Bei T_a = 5 °C fiel die Rektaltemperatur bereits nach 5-6 Stunden auf 32-33,5 °C. Während der Aktivitätszeit wurde dieses Niveau beibehalten, oder es kam zu einer geringen

Tab. 2: Rektaltemperaturen von vier Plumploris bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und zu verschiedenen Tageszeiten ($\bar{x} \pm$ S.D.; n = 8).

Umgebungstemperatur (°C)	Rektaltemperatur (°C)		
	nach 6 Stunden (16^{00} h)	nach 12 Stunden (22^{00} h)	nach 24 Stunden (10^{00} h)
5	32,2 ± 1,7	32,5 ± 1,8	30,7 ± 1,3
10	32,6 ± 1,6	33,5 ± 1	31,9 ± 1,2
15	33,2 ± 1,3	33,6 ± 1,8	33,1 ± 0,8
20	34,1 ± 1,1	34,6 ± 1	33,3 ± 0,6
25	34,8 ± 0,6	35,6 ± 0,7	34,7 ± 0,3
30	35,8 ± 0,5	36,3 ± 0,4	35,6 ± 0,2
35	36,6 ± 0,6	37,5 ± 0,4	36,8 ± 0,4

Steigerung. Die niedrigsten Werte traten nach 24 Stunden am Vormittag auf. Hier ermittelte ich eine mittlere Rektaltemperatur von 30,7 °C (T_a = 5 °C). Der niedrigste Wert lag bei 29 °C. Plumploris senken also bei Kältebelastung ihre Rektaltemperatur im Mittel um 2-4 °C, können sie aber dann auf diesem niedrigeren Niveau konstant halten. Eine Beeinträchtigung der Bewegungen war selbst bei Rektaltemperaturen von 29-30 °C noch nicht festzustellen.

Bei hohen Umgebungstemperaturen (T_a = 35-37 °C) stieg die Rektaltemperatur schnell an (nach 6 Stunden bei T_a = 35 °C auf 36,5-37,5 °C). Eine zusätzliche Erhöhung trat im Zusammenhang mit der Aktivität auf. Nach 24 Stunden war die mittlere Rektaltemperatur aber wieder unter 37 °C abgesunken. Alle Meßwerte lagen über der Umgebungstemperatur. Dieser Umstand könnte den Plumploris bei hohen Umgebungstemperaturen neben der evaporativen Kühlung auch die Abgabe von Körperwärme durch Strahlung und Konvektion ermöglichen.

2. O_2-Verbrauch und Umgebungstemperatur

2.1. Thermische Neutralzone und Ruhestoffwechsel

In einem bestimmten Temperaturbereich erfolgt die Wärmebildung bei homoiothermen Tieren mit geringster Intensität. Diese Temperaturspanne wird als thermische Neutralzone (TNZ) bezeichnet.

Abb. 5 zeigt die Ergebnisse der Stoffwechselmessungen an fünf Plumploris bei Umgebungstemperaturen von 5-37 °C. Die Versuche wurden zwischen 8^{00} und 13^{00} Uhr durchgeführt.

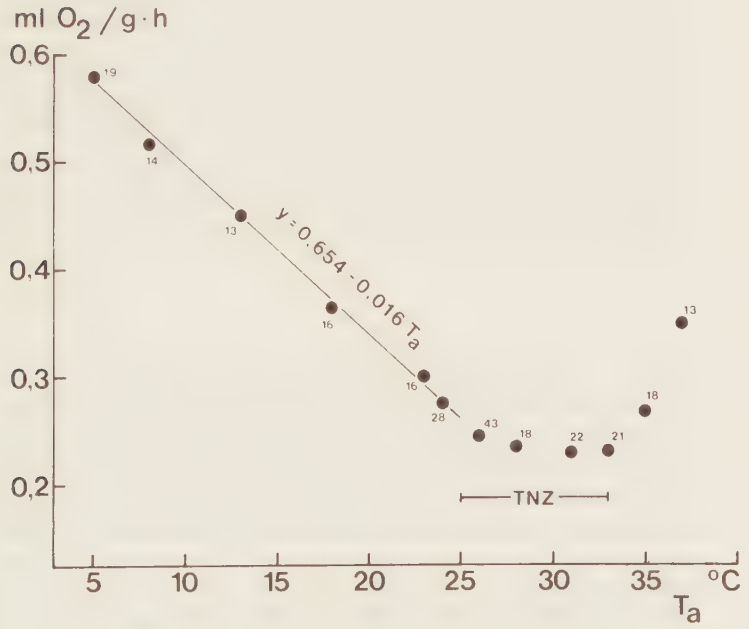

Abb. 5: O_2-Verbrauch von fünf Plumploris bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (Mittelwerte aus allen Versuchen). Die kleinen Ziffern geben die Zahl der Messungen bei jeder Temperatur an. Mittleres Gewicht der Loris 1300 g. Eingezeichnet ist die Regressionsgerade für den O_2-Verbrauch unterhalb T_a = 25 °C (Korrelationskoeffizient = 0,99).
TNZ = Thermische Neutralzone.

Die Loris waren mehrere Stunden vor Versuchsbeginn nüchtern. Ausgewertet wurde der minimale O_2-Verbrauch über einen Zeitraum von mindestens 30 Minuten nach einer Eingewöhnungszeit von zwei Stunden. Der Luftdurchsatz betrug 45-55 l/h (STPD).

Der niedrigste O_2-Verbrauch wurde bei Temperaturen von 26-33 °C registriert (0,229-0,244 ml O_2/g·h). Die vorausgehenden Versuche über den Tagesgang des Gasstoffwechsels ergaben bei T_a = 25 °C eine minimale Stoffwechselrate von 0,235 ml O_2/g·h (vgl. Abb. 2). Danach erstreckt sich die TNZ von 25-33 °C. Innerhalb dieses Temperaturbereichs unterscheiden sich die Meßwerte nicht signifikant (t-Test; $2P < 0{,}01$). Die kritischen Temperaturen können bei einzelnen Tieren jedoch um 1 °C nach oben bzw. unten verschoben sein.
Der Ruhestoffwechsel der Plumploris liegt extrem niedrig: Er entspricht einer Wärmeproduktion von nur 1,099 - 1,171 kcal/kg.h. Der theoretische Wert, errechnet nach der von Kleiber (1961) erstellten Formel ($3xW^{0,75}$ kcal/h), würde 2,81 kcal/kg.h (W = 1,3 kg) betragen. Das bedeutet, daß der Ruhestoffwechsel der Plumploris um 60% unter dem Erwartungswert liegt.

2.2. O_2-Verbrauch bei niederen Umgebungstemperaturen

Unterhalb der unteren kritischen Temperatur (T_{-ac}) reichen physikalische Maßnahmen zur Regulation der Körpertemperatur nicht mehr aus. Den zunehmenden Wärmeverlusten muß eine entsprechende Steigerung der Wärmebildung entgegenwirken. Der Anstieg des O_2-Verbrauchs unterhalb T_{-ac} ist daher ein Maß für die Wirksamkeit der thermischen Isolation eines homoiothermen Tieres.
Bei Plumploris erfolgt dieser Anstieg auffallend flach; die Regressionsgerade für den O_2-Verbrauch unterhalb T_a = 25 °C wird durch folgende Gleichung beschrieben (Methode der kleinsten Quadrate):

$$y \text{ (ml } O_2\text{/g·h)} = 0{,}654 - 0{,}016\ T_a.$$

Der mittlere O_2-Verbrauch bei T_a = 5 °C ist damit 2,4mal größer als der Ruhestoffwechsel.

Die Steigung der Regressionsgeraden entspricht der "minimal thermal conductance"; sie beträgt bei den Loris 0,016 ml O_2/g·h·°C. Dies sind nur 59 bzw. 54% der gewichtsspezifischen Erwartungswerte nach den folgenden Formeln:

1) ml O_2/g·h·°C = $1{,}02 \times W^{-0{,}505}$ (Herreid & Kessel, 1967) bzw.
2) cal/h·°C = $5{,}1 \times W^{0{,}5}$ (Kleiber, 1972).

Werden die Isolationsmechanismen bei T_{-ac} bereits maximal genutzt, so schneidet die Verlängerung der Regressionsgeraden die Abszisse bei einem theoretischen O_2-Verbrauch von Null am Punkt $T_a = T_b$ (McNab, 1970). Für Plumploris liegt dieser Schnittpunkt bei T_a = 40,9 °C. Dies entspricht nicht der mittleren Körpertemperatur dieser Halbaffen. Nach McNab (1970) ist eine derartige Differenz typisch für Tiere, die nicht streng zwischen "physikalischer und chemischer Temperaturregulation" unterscheiden. Offensichtlich setzen Plumploris ihre Möglichkeiten zur thermischen Isolation bei T_{-ac} noch nicht maximal ein. Sie sind auch bei Umgebungstemperaturen unter 25 °C noch in der Lage, den Schutz gegen Wärmeverluste zu verbessern.

2.3. O_2-Verbrauch bei hohen Umgebungstemperaturen

Während Plumploris gegen eine kalte Umgebung gut geschützt sind, werden sie durch hohe Temperaturen stark belastet. Der Stoffwechsel steigt oberhalb T_a = 33 °C steil an. Bei T_a = 37 °C beträgt der O_2-Verbrauch im Mittel bereits 0,349 ml O_2/g·h.
Der gesteigerten Wärmebildung stehen aber nur unzureichende Mechanismen der Wärmeabgabe gegenüber, was zu einem Anstieg der Körpertemperatur auf Werte zwischen 37,6 und 39,6 °C (nach 3-5 Stunden bei T_a = 37 °C) führt. Offensichtlich schlägt die bei tiefen Temperaturen vorteilhafte thermische Isolation in einer warmen Umgebung ins Gegenteil um und behindert die Abgabe überschüssiger Körperwärme.

2.4. RQ und Umgebungstemperatur

Bei einem Teil der Stoffwechselversuche wurde parallel zum O_2-Verbrauch auch die CO_2-Abgabe ermittelt. Die daraus errechneten RQ-Werte sind in Tab. 3 aufgeführt.

Tab. 3: RQ-Werte bei Umgebungstemperaturen von 5-37 °C.

T_a	5	8	13	18	23	24	26	28	31	33	35	37
RQ	.86	.86	.85	.87	.82	.79	.82	.82	.88	.86	.9	.93
n	11	10	9	11	11	15	27	12	12	11	9	7

n = Zahl der Versuche

Die niedrigsten RQ-Werte fand ich bei Umgebungstemperaturen von 23-28 °C. Sowohl tiefere als auch höhere Temperaturen hatten eine Erhöhung der CO_2-Abgabe zur Folge. Dies ist wahrscheinlich auf die gesteigerte Atemfrequenz vor allem bei hohen Temperaturen zurückzuführen.

3. Thermoregulatorisches Verhalten

Als thermoregulatorische Verhaltensweisen werden Aktivitäten bzw. Körperhaltungen betrachtet, die erkennbar im Dienst der Temperaturregulation stehen. Dies trifft bereits für die Schlafhaltung der Plumploris zu.
Abb. 6 zeigt die normale Schlafposition. Der Kopf und die Arme sind an Brust und Bauch gezogen und mit den hinteren Extremitäten bedeckt. So ergibt sich eine kugelartige Stellung, wobei der Umgebung die kleinstmögliche Oberfläche geboten wird. Mit ihrem dichten Fell sind die Tiere in dieser Haltung hervorragend gegen Wärmeverluste geschützt.
Bei fallenden Umgebungstemperaturen ändert sich diese Schlafposition nicht erkennbar. Muskelzittern ist äußerlich auch bei T_a = 5 °C nicht wahrzunehmen. Nimmt man jedoch einen

Abb. 6: Kugelstellung eines schlafenden Plumplori in der Küvette (T_a = 26 °C).

Plumplori, der längere Zeit tiefen Temperaturen ausgesetzt war, in die Hand, so ist deutlich ein periodisches Zittern zu spüren [1].

Mit steigender Umgebungstemperatur geben die Loris ihre geschlossene Haltung auf. Bei Temperaturen über 31 °C liegen sie meist auf der Seite; Arme und Beine sind vom Körper abgestreckt. Bei noch größerer Hitzebelastung (35 °C) drehen sie sich auf den Rücken. In dieser Haltung (Abb. 7) setzen sie den weniger dicht behaarten Bauch und die stellenweise nackten Innenseiten der Extremitäten zur Wärmeabgabe ein. Obwohl Schweißdrüsen am ganzen Körper vorhanden sind (Montagna & Ellis, 1960), konnte ich am Fell keine Anzeichen von Schwitzen erkennen. Dagegen waren die Innenseiten der Hände und Füße bei Temperaturen über 30 °C deutlich feucht.

---

1) Beim Potto konnten Hildwein & Goffart (1975) kein Muskelzittern feststellen. Sie geben aber nicht an, ob sich diese Feststellung nur auf den optischen Eindruck beschränkt.

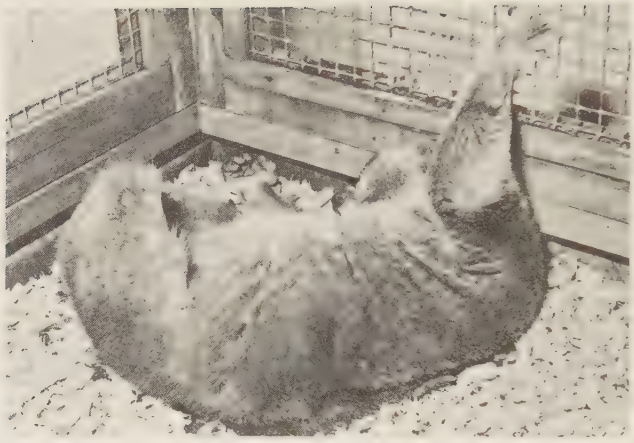

Abb. 7: Seitenlage eines ruhenden Plumplori im Haltungskäfig (T_a = 35 °C).

Quantitative Bestimmungen der Atemfrequenz von Plumploris habe ich nicht vorgenommen. Eine erhebliche Beschleunigung der Atmung bei hohen Umgebungstemperaturen war aber deutlich erkennbar [1].

Bei Temperaturen über 35 °C beginnen die Loris nach 1-3 Stunden sich am Bauch und vor allem an den Innenseiten der Gliedmaßen zu belecken. Die angefeuchteten Hände reiben sie immer wieder über Ohren und Gesicht (Abb. 8). Der Speichelfluß kann so stark sein, daß die Flüssigkeit auf den Boden tropft. Als thermoregulatorisches Verhalten ist das Einspeicheln auf Grund des hohen Wasserverlustes nur von zweifelhaftem Nutzen und muß als Notreaktion bei äußerstem Hitzestress angesehen werden.

---

1) Hildwein & Goffart (1975) fanden beim Potto eine erhebliche Steigerung der Atemfrequenz bei hohen Temperaturen. Diese konnte mehr als das 5fache der Ruheatmung betragen.

Abb. 8: Plumplori beim Einspeicheln der Hände. Gesicht, Bauch und Gliedmaßen sind bereits völlig durchfeuchtet (T_a = 37 °C).

4. Thermische Isolation

Aus dem relativ flachen Anstieg des O_2-Verbrauchs unterhalb der unteren kritischen Temperatur geht klar hervor, daß Plumploris über einen hervorragenden Schutz gegen Wärmeverluste verfügen. Das Absinken der Körpertemperatur kann nur zum Teil für die niedrige "minimal thermal conductance" verantwortlich gemacht werden. Eine große Rolle hierfür spielt auch die Entwicklung einer besonders guten Isolation des Körperkerns. Hierbei ist zunächst an das für ein tropisches Säugetier auffallend dichte Fell zu denken, das aber ein nur in engen Grenzen variables Stellglied der Temperaturregulation ist. An der gesamten thermischen Isolation müssen noch andere Mechanismen beteiligt sein. In

Betracht kommen besonders Änderungen in der Durchblutung der Körperschale, die den Transport von Wärme zur Peripherie drosseln. Da Plumploris eine verhältnismäßig gering vaskularisierte Cutis besitzen (Montagna et al., 1960), könnten hierbei die Gefäße der Extremitäten eine wichtige Rolle spielen.

4.1. Wärmedurchgangszahl des Fells

Plumploris haben ein dichtes, wolliges Fell von meist brauner oder braungrauer Farbe. Woll- und Grannenhaare bilden einen Pelz von 14-20 mm Dicke. Sie werden von einzelnen Sinushaaren überragt. Abb. 9 zeigt einen Fellausschnitt von einem besonders großen Tier. Das Wollhaar ist dunkelgrau gefärbt; die Grannenhaare besitzen eine hell- bis dunkelbraune Spitze. Einzelne Sinushaare sind zu erkennen.

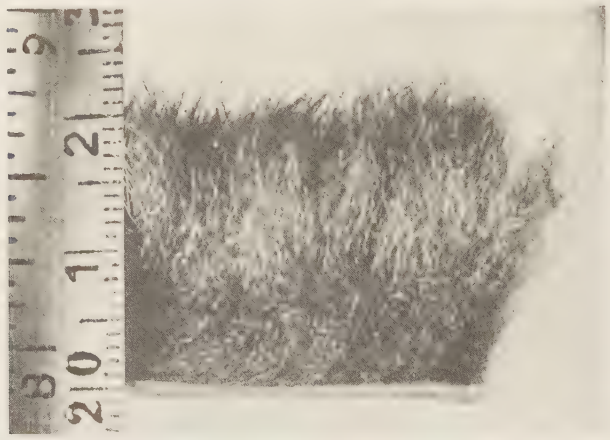

Abb. 9: Stück aus dem Rückenfell eines Plumplori.

Als Maß für die isolierende Wirkung des Pelzes bestimmte ich an vier luftgetrockneten Fellen die Wärmedurchgangszahl. Die Fellproben (4 x 4 cm) wurden aus dem Rücken bzw. aus der Flanke entnommen. Zum Vergleich dienten gleich große Fellstücke vom Chinchilla und vom Rotfuchs. Die Ergebnisse sind in Tab. 4 zusammengefaßt und werden mit Wer-

Tab. 4: Wärmedurchgangszahlen (kcal/$m^2 \cdot h \cdot {}^oC$) der Felle von zwei Plumploris im Vergleich zu anderen Säugetieren.

Art	Herkunft	Haarlänge	Wärmedurchgangszahl
Nycticebus coucang 1	Rücken	14 mm	2,09
" 1	Flanke	16 "	1,65
" 2	Rücken	20 "	1,84
" 2	Rücken	19 "	2,17
Chinchilla laniger	--	22 "	1,36
Vulpes vulpes	--	35 "	1,09
Vulpes vulpes [1]	--	42 "	1
Bradypus griseus [1]	--	26 "	1,7
Choloepus hoffmanni [1]	--	35 "	1,81
Aotus trivirgatus [1]	--	18 "	2
Phalanger maculatus [2]	--	17,6 "	1,75
Trichosurus vulpecula [2]	--	17,4 "	1,65

[1] Scholander et al. (1950)

[2] Dawson & Degabriele (1973)

ten anderer Säugetiere verglichen. Es zeigte sich, daß die Wärmedurchgangszahlen der Lorifelle (1,65-2,17 kcal/$m^2 \cdot h \cdot {}^oC$) im gleichen Bereich liegen wie beim Zwei- bzw. Dreizehenfaultier, dem Nachtaffen und den zwei Kuskusarten.

Einen noch größeren Schutz gegen Wärmeverluste bieten die Felle von Chinchilla und Rotfuchs, in deren natürlichem Lebensraum die Temperaturen regelmäßig unter den Gefrierpunkt fallen.

4.2. Bedeutung der Gefäßbündel in den Extremitäten für den Wärmehaushalt

Für das Verständnis der Regulation der Körpertemperatur hat sich die Unterscheidung zwischen einem homoiothermen Körperkern und einer poikilothermen Körperschale als praktisch erwiesen. Gehirn und Rumpfeingeweide bilden demnach einen "Minimalkern", dessen Temperatur in engen Grenzen konstant gehalten wird; um ihn bilden Haut und Muskulatur eine Schale, die je nach den temperaturregulatorischen Anforderungen mit wechselnden Anteilen dem Kern angeglichen wird. Hierbei spielen die Extremitäten sowohl im warmen wie im kalten Bereich eine überragende Rolle, da sie in idealer Weise geeignet sind, die Aufgaben der Schale als Isoliermantel mit wechselnder Isolationskraft zu erfüllen (Aschoff & Wever, 1958). Bazett et al. (1948) konnten nachweisen, daß im strömenden Blut in den Extremitäten ein axiales Temperaturgefälle auftritt. Das mit Kerntemperatur in den Arm eintretende arterielle Blut kühlt auf dem Weg zur Hand zunehmend aus. Für diese "arterielle Vorkühlung" des Blutes ist ein Gegenstrom-Wärmeaustausch zwischen Arterien und Venen verantwortlich. Aschoff & Wever (1958) zeigten in Modellversuchen, daß umso mehr Wärme durch einen solchen Kurzschluß zurückgehalten wird, je mehr arterielle und venöse Gefäßstrecken einander parallel laufen.

Neben einigen arktischen Wirbeltieren besitzen vor allem Plumploris, Pottos, Faultiere und Ameisenbären Gefäßbündel in ihren Extremitäten, die diesem Modell weitgehend entsprechen (Davies, 1947; Barnett et al., 1958). Scholander & Krog (1957) konnten nachweisen, daß beim Faultier diese Gefäßbündel als hochwirksame Gegenstrom-Wärmeaustauscher arbeiten.

Um die Bedeutung dieser Strukturen für die Temperaturregulation des Plumplori zu erfassen, habe ich an vier Tieren die Hauttemperaturen von Oberarm, Unterarm und Handfläche (Abb. 10) bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und zu verschiedenen Tageszeiten gemessen. Zusätzlich wurde die Rektaltemperatur registriert. Während der Versuche befanden sich die Loris in ihren normalen Haltungskäfigen in einer Temperaturkammer. Die gewünschte Temperatur konnte

auf ± 1 °C genau eingestellt werden. Die relative Feuchte lag je nach Versuchstemperatur zwischen 40 und 85%.

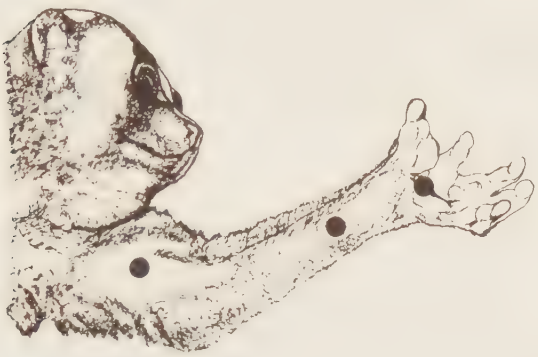

Abb. 10: Meßstellen (●) für die Hauttemperaturen der linken vorderen Extremität.

Wie bereits beschrieben, wurde auch hier die Rektaltemperatur bei fallenden Umgebungstemperaturen auf ein niedrigeres Niveau eingeregelt, dann aber über eine längere Zeit konstant gehalten. Die Hauttemperaturen zeigten ebenfalls eine deutliche Abhängigkeit von der jeweiligen Umgebungstemperatur (Abb. 11). Aus der Darstellung geht jedoch klar hervor, daß dabei dem Zeitpunkt der Messung eine große Bedeutung zukommt: Nach 6 Stunden (16^{00} Uhr) zeigten alle drei Meßstellen die gleichen Temperaturdifferenzen zur Rektaltemperatur. Dies ist zweifellos darauf zurückzuführen, daß während des Schlafs die Arme eng an den Körper angezogen werden und die Meßstellen am Arm vor Kälteeinwirkung gut geschützt sind. Zwischen den Hauttemperaturen und der Rektaltemperatur trat bei T_a = 5 °C eine Differenz von 8 °C auf.

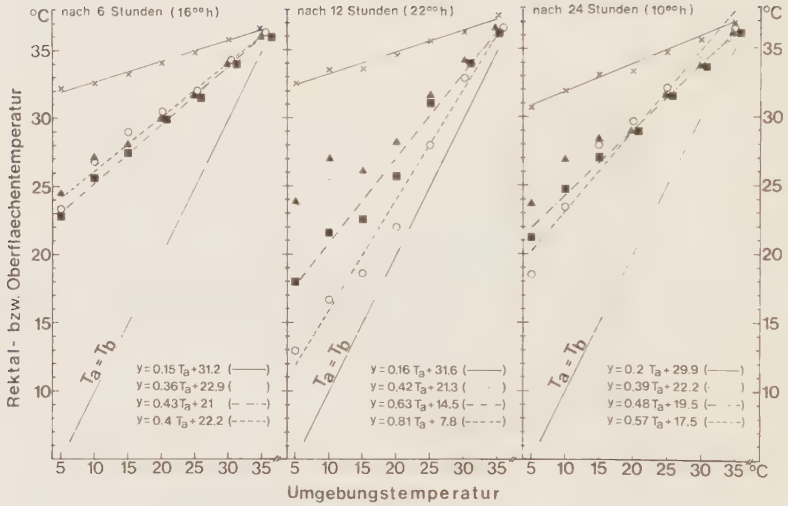

Abb. 11: Rektaltemperatur und Hauttemperaturen des linken Arms bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und zu verschiedenen Tageszeiten. Mittelwerte und Regressionsgeraden (Methode der kleinsten Quadrate; Korrelationskoeffizienten 0,97 bis 1).

× = Rektaltemperatur; ▲ = Oberarm; ■ = Unterarm; O = Handfläche

Wenn die Loris aktiv sind, müssen sie die Kugelstellung aufgeben; ihre Extremitäten sind dann den herrschenden Umgebungstemperaturen direkt ausgesetzt. Während sich der Unterschied zwischen Rektal- und Oberarmtemperatur dabei kaum verändert, liegen die Hauttemperaturen von Unterarm und Handfläche jetzt wesentlich niedriger (nach 12 Stunden um 22°° Uhr). Die Temperaturdifferenz zwischen Oberarm und Handfläche beträgt nun 11 °C (bei T_a = 5 °C), was einem axialen Temperaturgradienten von 0,7 bis 0,8 °C/cm entspricht. Dies

legt den Schluß nahe, daß unter den gegebenen Bedingungen (Aktivität, offene Haltung) ein effektiver Gegenstrom-Wärmeaustausch in den Gefäßbündeln stattfindet.
Zum Zeitpunkt der dritten Messung (nach 24 Stunden um 10^{00} Uhr) hatten die Loris wieder ihre Schlafhaltung eingenommen. Entsprechend lagen auch die Hauttemperaturen von Unterarm und Handfläche wieder deutlich höher. Jedoch zeigte sich bei tiefen Temperaturen jetzt auch ein Gefälle zwischen Oberarm und Handfläche.

5. Pulmocutane Wasserabgabe

Ein wesentlicher Faktor bei der Wärmeabgabe ist die Ausnutzung der hohen Verdunstungswärme von Wasser (580 cal/ml H_2O). Um zu ermitteln, in welchem Ausmaß Plumploris von dieser Möglichkeit Gebrauch machen, habe ich die pulmocutane Wasserabgabe bei verschiedenen Umgebungstemperaturen über einen Zeitraum von 24 Stunden gemessen. Dabei wurde zwischen Wasserabgabe bei Ruhe und Aktivität unterschieden. Parallel dazu wurde der O_2-Verbrauch registriert. Insgesamt führte ich an vier Loris bei jeder Versuchstemperatur und an jedem Tier mindestens zwei Messungen durch. Die Ergebnisse sind in Tab. 5 aufgeführt.

Die pulmocutanen Wasserverluste bei T_a = 15 °C und T_a = 25 °C unterschieden sich bei Ruhebedingungen kaum. Während der Aktivität wurde jedoch bei T_a = 25 °C deutlich mehr Wasser verdunstet. Erwartungsgemäß stieg die pulmocutane Wasserabgabe bei T_a = 33 °C steil an. Das Verhältnis E:M zeigt aber, daß nur etwa die Hälfte der gebildeten Wärme durch evaporative Kühlung wieder abgegeben wurde. Bei noch höheren Temperaturen begannen die Plumploris sich zu belecken und einzuspeicheln, weshalb genaue Messungen der pulmocutanen Wasserverluste unmöglich waren.
Es ist anzunehmen, daß oberhalb T_a = 33 °C die Wasserabgabe über Haut und Atemwege nicht mehr wirkungsvoll gesteigert werden kann. Die Loris sind dann gezwungen, auf das ökonomisch ungünstige Einspeicheln auszuweichen. Die unzureichenden Mechanismen der Wärmeabgabe führen bei hohen Tem-

Tab. 5: Pulmocutane Wasserverluste von vier Plumploris bei verschiedenen Umgebungstemperaturen.

Umgebungs-temperatur	PC während Ruhe			PC während Aktivität			PC über 24 Stunden		
	ml H_2O / kg.h	mg H_2O / ml O_2	E / M	ml H_2O / kg.h	mg H_2O / ml O_2	E / M	ml H_2O / kg.h	mg H_2O / ml O_2	E / M
15 °C n = 8	0,63	1,2	0,15	0,97	1,6	0,19	0,78	1,4	0,17
25 °C n = 9	0,69	2,1	0,25	1,36	3,4	0,41	1	2,7	0,33
33 °C n = 9	1	3,7	0,45	1,66	4,7	0,55	1,3	4,2	0,51

E = Evaporative Wärmeabgabe (kcal/h)

M = Wärmebildung (kcal/h)

n = Zahl der Versuche

PC = Pulmocutaner Wasserverlust

peraturen zu einem schnellen Anstieg der Körpertemperatur. Um die Wärmelast nicht auf ein unerträgliches Maß ansteigen zu lassen, müssen die Loris ihre körperliche Aktivität einschränken. Tab. 5 zeigt, daß bei T_a = 25 °C die Steigerung der Wasserabgabe während der Aktivität wesentlich höher ist als bei T_a = 33 °C. Dies ist eine Folge des bei bei höheren Temperaturen reduzierten Energiestoffwechsels und geht aus der parallelen Registrierung des O_2-Verbrauchs klar hervor (Abb. 12).

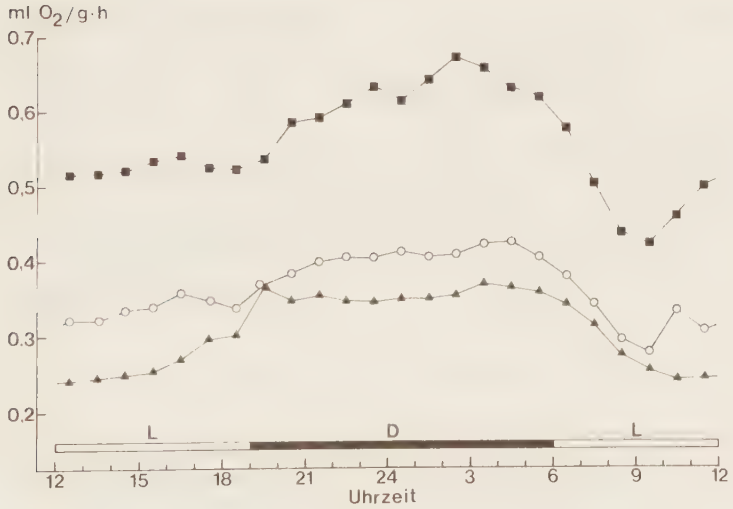

Abb. 12: O_2-Verbrauch während der Messungen der pulmocutanen Wasserverluste; Mittelwerte aus acht Versuchen bei jeder Temperatur. Mittleres Gewicht der vier Plumploris 1250 g.
■ = 15 °C; ○ = 25 °C; ▲ = 33 °C.

IV. Temperaturregulation beim Neugeborenen

1. O_2-Verbrauch und Nackentemperatur bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

An einem neugeborenen Plumplori konnte ich den O_2-Verbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen bestimmen. Im Alter von 10-14 Stunden wurden drei Messungen von jeweils 30 Minuten Dauer durchgeführt. Das Junge wog 38 g. Während der Registrierung befand es sich in einer Plexiglasküvette von 15 x 6 x 7 cm; der Luftdurchsatz betrug 13,5 l/h (STPD). Die Körpertemperatur wurde zwischen den Schulterblättern gemessen. Die Ergebnisse zeigt Tab. 6.

Tab. 6: O_2-Verbrauch und Nackentemperatur eines 10-14 Stunden alten Plumplori bei verschiedenen Umgebungstemperaturen.

Umgebungstemperatur	O_2-Verbrauch (ml O_2/g·h) nach			Nackentemperatur nach 30 min
	0 min	15 min	30 min	
28 °C	1,1	1,02	0,88	34,5 °C
20 °C	1,32	1,27	1,18	32,5 °C
15 °C	1,55	1,26	1,11	29,4 °C

Zu Beginn der Versuche betrug die Nackentemperatur jeweils 37 °C (das Junge lag auf Zellstoff unter einer Wärmelampe). Dieses Niveau konnte das Neugeborene unter den Versuchsbedingungen in keinem Fall aufrecht halten. Bei T_a = 15 °C sank die Nackentemperatur in 30 Minuten um mehr als 7 °C. Der O_2-Verbrauch stieg bei niedrigeren Umgebungstemperaturen deutlich an. Das Jungtier versuchte also, der Auskühlung mit einer Erhöhung des Energiestoffwechsels entgegen zu wirken. Die gesteigerte Wärmebildung reichte jedoch nicht aus, die Wärmeverluste entsprechend zu kompensieren.

Von entscheidender Bedeutung war dabei sicherlich die noch mangelhafte Isolation durch das dünne Fell. Das Neugeborene zeigte auch keine thermoregulatorischen Verhaltensweisen (z.B. Kugelstellung), die die Wärmeverluste hätten verringern können. Weitere Untersuchungen zur Entwicklung der thermoregulatorischen Fähigkeiten konnten nicht durchgeführt werden, da das Junge nicht von der Mutter angenommen wurde und starb.

2. Thermogenes Gewebe beim neugeborenen Plumplori

Zahlreiche neugeborene Säuger nutzen die hervorragenden thermogenen Eigenschaften des braunen Fettgewebes. Auch bei dem jungen Plumplori fanden sich zwei umfangreiche Fettpolster, die jederseits von der Brust über die Achseln bis zum Schulterblatt reichten. Zur histologischen Untersuchung wurde dieses Gewebe freipräpariert, in Glutaraldehyd fixiert und mit Osmiumtetroxyd geschwärzt. Von den Proben fertigte ich Schnitte von 5-7 µ Dicke an. Das mikroskopische Bild zeigte ein in der Hauptsache multilokuläres Fettgewebe.

V. Wasserhaushalt

Die Erfassung der pulmocutanen Wasserverluste hatte gezeigt, daß Plumploris die Wärmeabgabe durch Verdunstungskühlung nur unzureichend steigern können. Eine Wasserbilanz sollte daher Aufschluß über den Anteil der pulmocutanen Verluste am Gesamtwasserhaushalt dieser Halbaffen geben. Außerdem überprüfte ich die Konzentrierungsleistung der Niere unter Wassermangelbedingungen.

Als Nahrung erhielten die Loris während dieser Versuche Bananen und Mehlwürmer. Zur Bestimmung der Konzentrierungsleistung wurde das Wasserangebot zunächst durch Trinkwasserentzug, dann schrittweise durch Verringern des Wassergehaltes der Nahrung eingeschränkt. Zusätzlich wurde der Wasserhaushalt dabei durch den steigenden Eiweißgehalt der Nahrung belastet. Die verschiedenen Diäten wurden jeweils über einen Zeitraum von zwölf Tagen eingehalten. Wenn die Loris nicht mehr alle angebotenen Mehlwürmer fraßen, wurde der Wassergehalt der Nahrung wieder gesteigert. Die Berechnung des Wassergewinns erfolgte nach den in Tab. 7 angegebenen Werten.

Tab. 7: Wasser- und Nährstoffgehalt von Bananen und Mehlwürmern [1].

	freies H_2O ml/100 g	Oxidationswasser ml/100 g	Eiweiß g/100 g	Kohlenhydrate g/100 g	Fette g/100 g
Bananen	75	13	1	22	0,2
Mehlwürmer	60	28	18	3	18

[1] Der Literatur entnommene Werte (Geigy-Tabellen, 7. Auflage; Vogel, 1969) wurden mit eigenen Bestimmungen kombiniert.

Die tägliche Nahrungsaufnahme der vier Versuchstiere während der verschiedenen Diätformen ist Tab. 8 zu entnehmen.

Die pulmocutanen Wasserverluste konnten bei diesen Versuchen nicht direkt bestimmt werden. Ich wählte dafür einen indirekten Weg: Nach Chew (1965) ist der unmerkliche Gewichtsverlust (insensible weight loss = I.L.) nur dann gleich dem unmerklichen Wasserverlust (insensible water loss = I.W.), wenn der RQ bei 0,723 liegt. Ist der tatsächliche RQ bekannt, kann aber nach der Gleichung

$$a = \frac{0{,}723}{RQ}$$

ein Umrechnungsfaktor (a) bestimmt werden. Bei einem mitt-

Tab. 8: Nahrungsaufnahme während der verschiedenen Diätformen. Die Angaben beziehen sich auf 1 kg Körpergewicht.

Diät	Trink-wasser	Eiweiß g/kg·24h	Kohlenhydrat g/kg·24h	Fett g/kg·24h
1	ad lib.	0,89	9,45	0,56
2	--	2,62	10,42	2,18
3	--	3,53	7,15	3,32
4	--	2,93	5	2,77
5	--	2,76	7,78	2,53
6	--	2,09	9,94	1,76

leren RQ von 0,84 (vgl. S. 10) ergab sich für die Loris ein Umrechnungsfaktor von a = 0,86. Die pulmocutanen Wasserverluste errechneten sich somit nach der Formel:

$$I.W. = I.L. \times 0,86.$$

1. Wasserbilanz bei Normalfutter und Trinkwasser ad libitum

Die Loris erhielten Bananen und Mehlwürmer in einem dem Normalfutter entsprechenden Verhältnis; zusätzlich stand ihnen Trinkwasser ad lib. zur Verfügung.
Wie aus Abb. 13 hervorgeht, betrug der mittlere tägliche Wasserumsatz knapp 5% des Körpergewichts (56-58 ml/24h). Auffallend war vor allem die geringe Trinkwasseraufnahme (ca. 9 ml/24h) [1]. Rund 80% der Wasserabgabe gingen zu

[1] Dies bestätigt die Beobachtungen anderer Autoren (MacKenzie, 1929; Manley, 1966; Seitz, 1969).

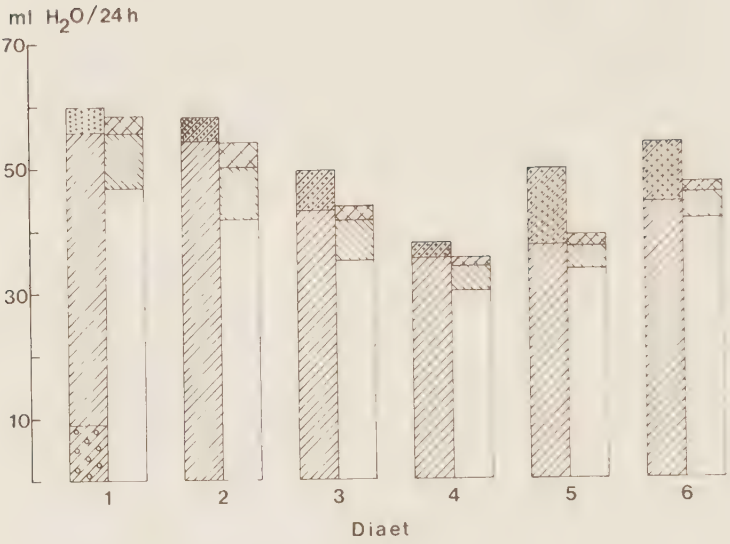

Abb. 13: Wasserbilanzen von vier Plumploris bei sechs verschiedenen Diätformen. Linke Säule = Wasseraufnahme (schräg schraffiert) und mittlere tägliche Gewichtsdifferenz (Kreuze). Rechte Säule = Wasserabgabe. Mittleres Gewicht der Loris 1250 g.

= Wasseraufnahme; = Trinkwasseranteil;

= mittlere tägliche Gewichtsdifferenz (bei Diät 1 Gewichtsabnahme, sonst Gewichtszunahme)

= pulmocutane Verluste; = Urin;

= Wasserverlust mit dem Kot

Lasten der pulmocutanen Verluste. Dagegen spielten der Urin mit 15% und der Kot mit ca. 5% eine untergeordnete Rolle. Bei der Urinabgabe traten deutliche geschlechtsspezifische Unterschiede auf: Die Männchen produzierten wesentlich weniger Urin als die Weibchen. Möglicherweise

steht dies im Zusammenhang mit dem unterschiedlichen Markierungsverhalten der Geschlechter (Seitz, 1969).

Der Wassergehalt des Kotes lag bei 60-65%. Im Durchschnitt verloren die Loris unter den Versuchsbedingungen etwa 4 g Körpergewicht pro Tag.

2. Wasserbilanz bei schrittweisem Verringern der Wasseraufnahme

In einem zweiten Versuchsabschnitt stand den Plumploris kein Trinkwasser zur Verfügung. Es zeigte sich, daß sie daraufhin mehr feste Nahrung zu sich nahmen, wodurch sich insgesamt eine Steigerung der mittleren täglichen Wasseraufnahme ergab. Die Wasserabgabe war gegenüber Diät 1 jedoch deutlich eingeschränkt. Folge dieser positiven Wasserbilanz war eine mittlere Gewichtszunahme um 4 g pro Tag. Noch ausgeprägter positiv gestalteten die Loris ihre Wasserbilanz bei Diät 3. Der verminderten Wasserzufuhr stand eine noch stärkere Reduktion der Wasserverluste gegenüber, was eine Gewichtszunahme von 6,4 g pro Tag zur Folge hatte.
Bei Diät 4 war die Belastung durch den gestiegenen Eiweißgehalt der Nahrung offensichtlich so groß geworden, daß die Loris nicht mehr alle Mehlwürmer fraßen. Trotz der stark verringerten Nahrungsaufnahme gelang ihnen aber auch jetzt noch eine positive Gestaltung der Wasserbilanz. War die Herabsetzung der Wasserverluste bei Diät 2 und 3 vor allem auf die geringeren pulmocutanen Verluste zurückzuführen, so war bei Diät 4 auch eine deutliche Verminderung der täglichen Urinmenge festzustellen (auf ca. 4 ml pro Tag). Der Wassergehalt des Kotes war mit 50-55% ebenfalls etwas geringer als bei Diät 1.
Diät 5 zeigte, daß durch die vorausgegangenen Wassermangelbedingungen die Plumploris physiologisch ganz auf einen sparsamen Wasserhaushalt ausgerichtet waren. Der jetzt

wieder höhere Wassergehalt der Nahrung führte zu einer nur geringen Steigerung der Wasserabgabe (vor allem der pulmocutanen Verluste). Fast das gesamte zusätzliche Wasser wurde im Körper zurückgehalten; dies schlug sich in einer abrupten Gewichtszunahme nieder (über 12 g pro Tag). Eine weitere Steigerung der Wasserzufuhr bei Diät 6 erhöhte zwar die Wasserabgabe wieder, die Verluste lagen aber immer noch beträchtlich unter der Wasseraufnahme. Die tägliche Urinmenge betrug jetzt nur knapp die Hälfte der Ausgangswerte bei Diät 1 und 2.
Die quantitativ größte Auswirkung hatten die Wassermangelbedingungen auf die pulmocutanen Verluste. Diese wurden stark gesenkt, wobei sicherlich eine Reduktion der Aktivität die maßgebliche Rolle spielte. Die Kontrollen der Körpertemperatur zeigten, daß dabei aber keine torporähnlichen Zustände auftraten.

3. Konzentrierungsleistung der Niere

Während der Erstellung der Wasserbilanzen bei verschiedenen Diäten, untersuchte ich auch den Urin auf Veränderungen in der Gesamtosmolarität, in der Harnstoffausscheidung und im pH-Wert. Die Ergebnisse sind in Abb. 14 dargestellt. Bei Normalfutter und Trinkwasser ad lib. (Diät 1) wies der Urin eine mittlere Osmolarität von knapp 1250 mOsmol/l auf. Der Harnstoffanteil betrug 250 mOsmol/l. Die zunehmende Einschränkung des Wasserangebots (bis Diät 4) führte zu einer Reduzierung der Urinmenge von 8,8 (Diät 1) auf 3,9 ml pro Tag. Entsprechend stieg die Osmolarität des Urins auf knapp 1900 mOsmol/l. Noch steiler erfolgte der Anstieg der Harnstoffausscheidung (1400 mOsmol/l bei Diät 4) als Folge des wachsenden Eiweißanteils in der Nahrung. Dieser verursachte auch ein kräftiges Absinken des pH-Wertes von pH 8,4 bei Diät 1 auf pH 6,2 bei Diät 4.
Das höhere Wasserangebot bei Diät 5 führte noch zu keiner

Steigerung der Urinmenge. Die Plumploris produzierten weiter einen hochkonzentrierten Urin (2000 mOsmol/l), wobei die Menge noch geringer war als bei Diät 4 (3,7 ml

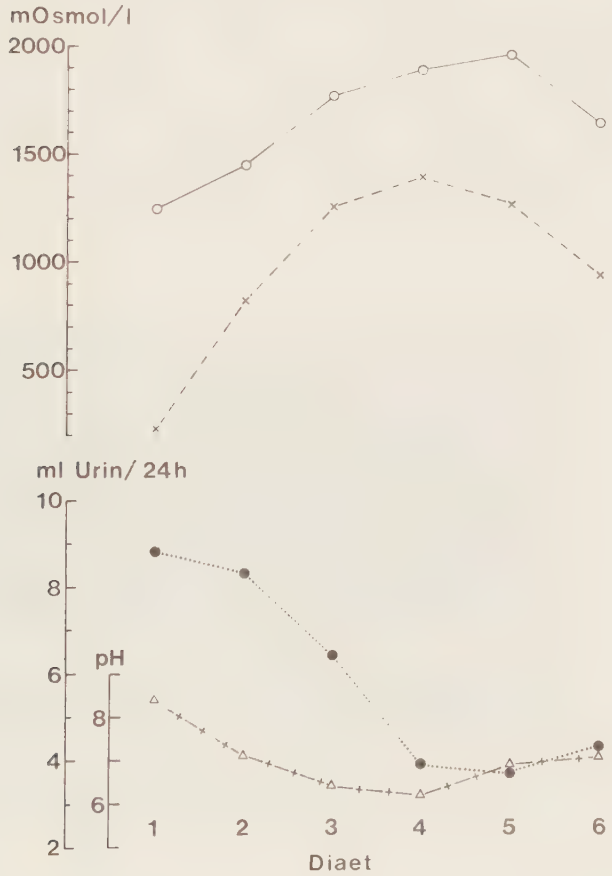

Abb. 14: oben: Gesamtosmolarität (o—o—o) und Harnstoffgehalt (×—×—×) des Urins bei verschiedenen Diäten (vgl. Tab. 8).
unten: Mittlere tägliche Urinmenge (●—●—●) und pH-Wert (+—+—+) des Urins.

pro Tag). Auch Diät 6 bewirkte nur eine geringe Steigerung des Urinflußes auf 4,3 ml pro Tag. Die Menge der ausgeschiedenen osmotisch wirksamen Teilchen ging jedoch deutlich zurück (1650 mOsmol/l). Auf Grund des niedrigeren Eiweißangebotes bei Diät 5 und 6 fiel die Harnstoffausscheidung ab, und der pH-Wert des Urins stieh wieder an. Die Ausgangswerte wurden jedoch in keinem Fall sofort wieder erreicht.

Die Unterschiede in der täglichen Urinproduktion von Männchen und Weibchen machten sich auch in der Konzentrierung des Urins bemerkbar: Während ich bei den Männchen mehrfach Werte zwischen 2500 und 3000 mOsmol/l feststellen konnte, erreichten die Weibchen nur 2000 mOsmol/l.

4. Histologische Untersuchung der Niere

Bei zahlreichen Säugetieren ließ sich ein Zusammenhang zwischen Konzentrierungsleistung und einer besonders kräftigen Ausbildung des Nierenmarks nachweisen (Schmidt-Nielsen & O'Dell, 1961). Eine Untersuchung der Niere sollte daher zeigen, ob für die überraschende Fähigkeit der Plumploris, einen hochkonzentrierten Urin zu bilden, auch die entsprechenden histologischen Voraussetzungen gegeben sind [1].

Abb. 15 zeigt einen medianen Längsschnitt durch eine Niere von N. coucang. Nach der Klassifikation von Sperber (1944) gehört die Plumploriniere eindeutig zum einfachen Typ mit einer Papille. Diese ist ziemlich lang und reicht mit ihrer Spitze bis in den Ureter. Im einzelnen wies die untersuchte Niere folgende Maße auf:

---

[1] Herrn Dr. Dieterlen vom Rosensteinmuseum, Stuttgart, der mir formolfixiertes Untersuchungsmaterial zur Verfügung stellte, danke ich besonders.

Länge	12,2 mm
Höhe	6,2 mm
Breite	7,4 mm
Marklänge	4,8 mm

Die relative Marklänge (nach Sperber, 1944) errechnete sich danach zu 5,78; ein Wert, der den bei Ratten gefundenen Verhältnissen entspricht. Diese können ihren Urin auf etwa 2600 mOsmol/l konzentrieren (Schmidt-Nielsen & O'Dell, 1961). Die erforderlichen Nierenstrukturen zur Produktion eines hochkonzentrierten Urins, wie er vor allem von Lorimännchen gebildet wird, sind damit nachgewiesen.

Abb. 15: Medianer Längsschnitt durch eine Plumploriniere (Fixierung in Formol; Azanfärbung).

VI. Energiebilanz unter neutralen Temperaturbedingungen

Können Plumploris ihren außergewöhnlich niedrigen Energiestoffwechsel mit einer entsprechend geringen Nahrungsmenge decken, oder sind sie schlechte Nahrungsverwerter? Zur Beantwortung dieser Frage stellte ich bei neutralen Temperaturbedingungen eine Energiebilanz auf, wobei ein Teil der bisher dargestellten Ergebnisse Verwendung fand.

1. Nahrungsaufnahme

Zur Ermittlung des minimalen Kalorienbedarfs erhielten zwei Plumploris (1 Weibchen, 1 Männchen) über einen Zeitraum von 50 Tagen gerade so viel Futter, daß sie ihr Gewicht konstant hielten; dies wurde durch tägliche Kontrollen überprüft. Als Futter erhielten die Loris Bananen und das Hundefutter Hap [1]. Trinkwasser stand ihnen nicht zur Verfügung. Während der Versuche befanden sie sich in ihren normalen Haltungskäfigen.
Bei einem Kaloriengehalt von 0,96 kcal/g Banane und 3,13 kcal/g Hap betrug die mittlere tägliche Kalorienaufnahme unter diesen Bedingungen 56,7 kcal/kg·24h.

2. Verluste durch Kot und Harnstoff

Der Kaloriengehalt des Kotes wurde mit einer Kalorimeterbombe der Fa. Julius Peters, Berlin, ermittelt. Als Eichsubstanz diente Benzoesäure [2].
An 11 Kotproben von vier Tieren bestimmte ich einen mittleren Kaloriengehalt von 4,735 ± 0,263 kcal/g Trockenkot.

---

1) Der Fa. Effem, GmbH, danke ich für die Informationen über Zusammensetzung und Kaloriengehalt von Hap.

2 Herrn Dr. W. Braun vom Physikalisch-chemischen Institut, Tübingen, danke ich für seine freundliche Unterstützung.

Der menschliche Kot enthält zum Vergleich 5-6 kcal/g Trockenkot (Geigy-Tabellen, 7. Auflage).
Zur Berechnung der täglichen Energieabgabe im Kot verwendete ich die Werte, die sich bei den Untersuchungen des Wasserhaushaltes für Diät 2 ergeben hatten. Dabei fielen 2,1 g Trockenkot pro kg Körpergewicht und 24 Stunden an. Damit errechnet sich ein täglicher Kalorienverlust von 9,9 kcal/kg·24h über den Kot.

Als weiteren Weg, über den Energie verloren geht, berücksichtigte ich den Harnstoffgehalt des Urins. Bei Diät 2 betrug dieser im Mittel 5,4 mMol/kg·24h. Bei einem Energiegehalt von 151,6 kcal/Mol Harnstoff (Kleiber, 1961) beläuft sich der tägliche Energieverlust über den Urin auf 0,8 kcal/kg·24h.

3. Umsetzbare Energie und O_2-Verbrauch

Zieht man die Verluste über Kot und Urin von der Kalorienaufnahme ab, so ergibt sich noch ein Betrag von 46 kcal/kg·24h, der als umsetzbare Energie den Plumploris zur Verfügung steht. Die Messungen des O_2-Verbrauchs über eine 24-stündige Periode hatten für T_a = 25 °C einen Energieumsatz von 42 kcal/kg 24h und für T_a = 26 °C von 38,7 kcal/kg·24h ergeben. Der Grund für diese etwas niedrigeren Werte könnte in einer geringeren Aktivität der Loris in der Atmungsküvette zu suchen sein.

4. Wärmeverluste über die pulmocutane Wasserabgabe

Ein Teil der über den O_2-Stoffwechsel umgesetzten Energie geht mit der pulmocutanen Wasserabgabe als Wärme verloren. Bei Diät 2 betrug der insensible Wasserverlust 33,1 ml pro kg Körpergewicht und 24 Stunden. Etwas niedriger lag der Wert bei den Stoffwechselversuchen; dabei wurden 24,1 ml pro kg und 24 Stunden gemessen. Die Differenz kann auf die unterschiedlichen Feuchtebedingungen während dieser Ver-

suche zurückgeführt werden: 50-60% relative Feuchte beim Wasserhaushalt gegenüber 65-95% relative Feuchte in der Küvette. Die Energieverluste betrugen dabei 18,9 bzw. 13,7 kcal/kg·24 Stunden.

5. Energiebilanz

Diese Ergebnisse lassen sich zu einer Energiebilanz der Plumploris unter neutralen Temperaturbedingungen zusammenfassen:

Einnahmen	Ausgaben
56,7 kcal/kg·24 h mit der Nahrung	9,9 kcal/kg·24 h im Kot
	0,8 kcal/kg·24 h im Urin
	46 kcal/kg·24 h für Bau- und Energiestoffwechsel
	davon gehen 14-19 kcal/kg·24 h mit der pulmocutanen Wasserabgabe verloren

D Diskussion

1) Die Versuche haben gezeigt, daß Plumploris einen ungewöhnlich niedrigen Ruhestoffwechsel besitzen. Er beträgt nur 40% des Erwartungswertes für ein gleich großes Säugetier (Kleiber, 1961: 3 x $W^{0,75}$ kcal/h) und ist noch geringer als bei allen bisher untersuchten Halbaffen. Unter den placentalen Säugern haben nur noch das Zwei- und Dreizehenfaultier unter normothermen Bedingungen einen ähnlich niedrigen Ruhestoffwechsel (Tab. 9).

Tab. 9: Ruhestoffwechselwerte von Halbaffen (einschließlich Spitzhörnchen) und von Faultieren.

Art	Gewicht (g)	Ruhestoffwechsel[1]	Quelle
Urogale everetti	261	103	Nelson & Asling (1962)
Tupaia glis	145	75	Bradley & Hudson (1974)
Microcebus murinus	80 - 110	41 - 79 [2]	Chevillard (1976)
Galago senegalensis	156	83	Dobler (1976)
Galago demidovii	47 - 68	71 - 74	Hildwein (1972)
Euoticus elegantulus	270	67	Hildwein (1972)
Arctocebus calabarensis	197 - 215	58 - 78	Hildwein (1972)
Perodicticus potto	1100	55	Hildwein & Goffart (1975)
Nycticebus coucang	1300	40	vorliegende Arbeit
Bradypus griseus	2600	38	nach McNab (1970)
Choloepus hoffmanni	3770	37	nach McNab (1970)

1) In % des Erwartungswertes nach der Formel von Kleiber, 3 x $W^{0,75}$ kcal/h.

2) Enthält auch Messungen an nicht normothermen Mausmakis.

Die Übersicht zeigt bei den Prosimiae die Tendenz zur Reduktion des Ruhestoffwechsels. Ein niedriger Minimalstoffwechsel charakterisiert auch alle Vertreter der Edentata. In beiden Gruppen ist außerdem eine große Variabilität der Körpertemperatur schon in thermisch neutraler Umgebung zu bemerken. So schwankt bei den Plumploris die Rektaltemperatur bei T_a = 25 °C zwischen 33 und 37 °C. Werte über 36 °C treten nur während der Aktivitätszeit auf. Im Gegensatz zu den Faultieren können die Plumploris jedoch ihre Körpertemperatur auch in kalter Umgebung weit über der Umgebungstemperatur halten. Nach 24 Stunden Kältebelastung (T_a = 5 °C) liegt ihre Rektaltemperatur im Mittel nur wenig unter 31 °C. Bei kleineren Tieren kann sie bis auf 29 °C absinken. Selbst bei diesen für einen homoiothermen Organismus schon sehr niedrigen Körpertemperaturen sind die Loris aber in ihren Bewegungen nicht behindert. Die thermoregulatorischen Fähigkeiten der Plumploris unter Kältebelastung sind demnach weit besser entwickelt als bei den Faultieren. Dies beruht in erster Linie auf einer Steigerung der Wärmeproduktion, die bei T_a = 5 °C das 2,4fache des Minimalstoffwechsels beträgt. Beim nahe verwandten Potto fanden Hildwein & Goffart (1975) für den gleichen Temperaturschritt (25 °C bis 5 °C) einen vergleichbar hohen Anstieg des Stoffwechsels auf das 2,36fache.

2) Neben der Fähigkeit, die Wärmeproduktion zu steigern, besitzen Plumploris eine hervorragende Wärmeisolation, wobei der dichte und wollige Pelz die Hauptrolle spielt. Die gemessenen Wärmedurchgangszahlen (1,65–2,17 kcal/$m^2 \cdot h \cdot °C$) zeigen, daß seine isolierende Wirkung ebenso groß ist wie die des Haarkleides von Faultieren, von Nachtaffen und von zwei Kuskusarten. Solange sie in ihrer kugelartigen Schlafhaltung verharren, sind die Loris durch dieses dichte Fell hervorragend gegen Wärmeverluste geschützt.

3) Der relativ flache Anstieg des O_2-Verbrauchs unterhalb T_a = 25 °C zeigt aber auch, daß Plumploris noch über andere

Möglichkeiten zur Verbesserung der thermischen Isolation verfügen. Die Steigung der Regressionsgeraden bzw. die "minimal thermal conductance" beträgt nur 0,016 ml $O_2/g \cdot h \cdot {}^{\circ}C$; sie liegt damit mehr als 40% unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert ($1,02 \times W^{-0,505}$ ml $O_2/g \cdot h \cdot {}^{\circ}C$; Herreid & Kessel, 1967). Die Wärmeverluste werden dabei auf zwei Wegen vermindert: 1) Das Absinken der Körpertemperatur bewirkt eine Verringerung des Temperaturgradienten zur kalten Umgebung. 2) Die thermische Isolation wird durch Änderungen der Durchblutung in der Körperschale noch verbessert. Dabei sorgt ein Gegenstrom-Wärmeaustausch in den Gefäßbündeln der Extremitäten für eine Drosselung des Wärmetransportes vom Körperkern zur Peripherie. Dieser Wärmeaustausch wird besonders während der Aktivität der Loris wirksam, sobald sie ihre kugelartige Schlafhaltung aufgeben. Dabei läßt sich ein axialer Gradient der Hauttemperaturen von 0,7-0,8 $^{\circ}C/cm$ nachweisen (T_a = 5 $^{\circ}C$). Hildwein & Goffart (1975) fanden beim Potto in kalter Umgebung ebenfalls niedrige Hauttemperaturen an der Handfläche und an den Fußsohlen. Sie werteten dies aber als ein Zeichen für besonders hohe Wärmeverluste. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß der verringerte Temperaturgradient von der Haut zur Umgebung zu einer Steigerung der Wärmeabgabe führt. Vielmehr liegt der Schluß nahe, daß die Gefäßbündel bei den Plumploris - und den Pottos - ähnlich wie beim Faultier als wirksame Gegenstrom-Wärmeaustauscher funktionieren. Ob sie weitere physiologische Aufgaben erfüllen, z.B. Aufrechterhaltung des Blutflußes bei langanhaltender Muskelkontraktion (Suckling et al., 1969), bedarf noch genauerer Untersuchung.

4) Hohe Umgebungstemperaturen bedeuten für die Plumploris eine große Belastung. Bei Temperaturen über 28 $^{\circ}C$ steigt ihre Körpertemperatur auf Grund unzureichender Mechanismen der Wärmeabgabe rasch an. Obwohl am ganzen Körper Schweißdrüsen vorhanden sind (Montagna et al. , 1960), schwitzen die Loris wie auch Pottos (Hildwein & Goffart, 1975) sicht-

bar nur an den Handflächen und Fußsohlen. Hiley (1976) konnte beim Dickschwanz-Galago ebenfalls kein Schwitzen feststellen. Alle bisherigen Befunde sprechen dafür, daß sich die Fähigkeit, unter Hitzebedingungen die pulmocutane Wasserabgabe zu steigern, bei Prosimiae und Simiae unterschiedlich entwickelt hat: Während letztere die Schweißabsonderung zur Temperaturregulation effektiv verstärken können, erhöhen die Halbaffen in erster Linie ihre Atemfrequenz. Auf diese Weise gelingt es Plumploris und Pottos (Hildwein & Goffart, 1975) jedoch nur, etwa die Hälfte der bei T_a = 33 °C gebildeten Wärme durch evaporative Kühlung wieder abzugeben.
Mit dem Ziel, die Wärmeabgabe zu verbessern, geben Plumploris und Pottos auch ihre geschlossene Schlafhaltung auf. Bei Temperaturen über 31 °C liegen die Loris mit ausgestreckten Armen und Beinen auf der Seite oder auf dem Rücken. Noch größere Hitzebelastung (T_a über 35 °C) führt bei beiden Arten zu starkem Speichelfluß. Im Gegensatz zu den Pottos, die die Flüssigkeit auf den Boden tropfen lassen (Hildwein & Goffart, 1975), verteilen die Plumploris jedoch den Speichel auf das Gesicht und die Extremitäten, um eine noch wirksamere Kühlung zu erreichen.

5) Nur schwer in Einklang zu bringen mit den Erfordernissen des natürlichen Lebensraumes der Plumploris sind die gemessenen Parameter des Wasserhaushaltes. In einer thermisch neutralen Umgebung beträgt der tägliche Wasserumsatz nur etwa 5% des Körpergewichts. Überraschend ist vor allem der geringe Trinkwasserbedarf. Enthält die Nahrung genügend freies Wasser (ca. 70%), so können Plumploris sogar ganz ohne Trinkwasser auskommen. Seitz (1969) fand ebenfalls, daß Plump- und Schlankloris nur wenig Trinkwasser benötigen. Ein Potto nahm nach seinen Beobachtungen 14 Tage lang kein Trinkwasser zu sich. Den größten Anteil an der Gesamtwasserabgabe der Plumploris haben mit rund 80% die pulmocutanen Wasserverluste. Urin und Kot spielen mit 15 bzw. 5% eine nur geringe Rolle. Bei Pottos

und Schlankloris liegt die Harnabgabe mit 6-40 ml pro Tag ebenfalls erstaunlich niedrig (Seitz, 1969). Vergleichbare Untersuchungen über den Wasserhaushalt anderer tropischer Säugetiere liegen noch nicht vor; eine Interpretation dieser Ergebnisse ist deshalb noch verfrüht. Beim Potto und beim Plumplori ist jedoch ein enger Zusammenhang zwischen dem stark reduzierten Stoffwechsel und ihrem geringen Wasserbedarf zu vermuten.

Auch die Fähigkeit der Loris, unter Wassermangelbedingungen ihre Wasserbilanz über mehrere Wochen positiv zu gestalten, ist auf Grund der permanent hohen Feuchtigkeit im Regenwald schwer zu erklären. Selbst eine Einschränkung der Wasseraufnahme um ein Drittel des Normalwertes führte noch zu keiner Gewichtsabnahme. Neben einer Reduktion der Aktivität und damit verbunden der pulmocutanen Wasserverluste, ist vor allem die überraschend hohe Konzentrierungsleistung der Plumploriniere dafür verantwortlich. Die männlichen Tiere sind in der Lage, ihren Urin auf 2500-3000 mOsmol/l zu konzentrieren; bei den Weibchen liegt die maximale Urinkonzentration dagegen bei 2000 mOsmol/l. Seitz (1969) bestimmte bei Normalfutter für beide Geschlechter Maximalwerte von 1700 mOsmol/l. Bei Schlankloris fand er - ebenfalls bei Normalfutter - bereits Urinkonzentrationen von 2200 mOsmol/l. Die Nierenstruktur der Plumploris mit einer relativen Marklänge von 5,78 steht im Einklang mit der hohen Konzentrierungsleistung. Für ein Säugetier aus dem tropischen Bereich ist dies ganz ungewöhnlich und wird erst nach genauerer Kenntnis der Biologie der Loris erklärt werden können. Ein Zusammenhang mit dem niedrigen Stoffwechsel erscheint fraglich, da Faultiere ihren Urin auf maximal 1380 mOsmol/l konzentrieren können (Goffart & Nys, 1965).

Die zunächst paradox erscheinende Tatsache, daß Plumploris und Pottos als Bewohner des tropischen Regenwaldes hervorragend gegen Kälte geschützt sind, während sie auf hohe

Umgebungstemperaturen empfindlich reagieren, wird durch ihren stark reduzierten Ruhestoffwechsel verständlich. Die damit verbundene geringe Wärmebildung erfordert ein Herabsetzen der Wärmeverluste auf ein Minimum. Dies wird vor allem durch die ausgezeichnete Wärmeisolation erreicht. Außerdem können die Loris den Wärmetransport zur Körperperipherie durch einen Gegenstrom-Wärmeaustausch in den Extremitäten steuern. Im Gegensatz dazu wurden unter den Temperaturbedingungen im tropischen Regenwald nur unzureichende Mechanismen für eine Steigerung der Wärmeabgabe bei hohen Umgebungstemperaturen entwickelt. Die Tatsache, daß bei den Faultieren sehr ähnliche Verhältnisse vorliegen, kann im Sinne einer konvergenten Entwicklung angesehen werden.

Der extrem niedrige Ruhestoffwechsel der Lorisidae darf jedoch nicht als ursprünglich betrachtet werden. Nach Walker (1970) hat sich dieser Zweig der Halbaffen aus Formen entwickelt, die heute zu den Galagidae gestellt werden. Da der Ruhestoffwechsel der Buschbabies aber nur etwa 20-30% unter dem Erwartungswert liegt, ist die stärkere Reduktion des O_2-Verbrauchs bei den Lorisidae wohl eher als eine sekundäre Entwicklung mit dem Ziel weiterer Energieersparnis zu werten. Eine in diesem Sinne verlaufende Evolution könnte durch die günstigen Temperaturverhältnisse in den Tropen und durch einen Selektionsdruck in Richtung zu einer langsamen und vorsichtigen Bewegungsweise unterstützt worden sein. So weist Charles-Dominique (1971) darauf hin, daß es gerade die bedächtigen und gleichmäßigen Bewegungen der Pottos sind, die diese vor der Entdeckung durch Freßfeinde schützen. Um einer Beantwortung der Frage nach den Ursachen des reduzierten Stoffwechsels bei den Halbaffen näher zu kommen, sind Untersuchungen über die natürliche Lebensweise dieser Tiere und weitere vergleichende Messungen des Energiehaushaltes anderer tropischer Säugetiere notwendig.

E Zusammenfassung

1) Die Rektaltemperatur von Plumploris zeigt schon unter thermisch neutralen Bedingungen (T_a = 25 °C) eine große Schwankungsbreite (33-37 °C). Entsprechend dem Aktivitätsmuster der dunkelaktiven Loris liegt ihre Körpertemperatur tagsüber im Mittel 1,5 °C niedriger als während der Nacht.

2) Der Energiestoffwechsel unterliegt ebenfalls einem ausgeprägten Tagesgang. Während der Aktivität ist der mittlere O_2-Verbrauch etwa 1,4mal größer als bei ruhenden Tieren.

3) Die thermische Neutralzone erstreckt sich von 25-33 °C. Der Ruhestoffwechsel in diesem Temperaturbereich beträgt nur 0,229-0,244 ml O_2/g·h und liegt damit um 60% unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert.

4) Unter Kältebelastung (T_a = 5 °C) senken Plumploris ihre Rektaltemperatur um 2-4 °C ab, können sie auf diesem niedrigeren Niveau aber konstant halten. Die Wärmebildung wird dabei auf das 2,4fache gesteigert. Auch bei sehr niedrigen Rektaltemperaturen (29 °C) sind die Loris in ihren Bewegungen nicht behindert.

5) Die minimal thermal conductance beträgt 0,016 ml O_2/g·h·°C; dies sind nur etwa 55% des gewichtsspezifischen Erwartungswertes. Neben dem Absinken der Körpertemperatur spielt dabei die hervorragende thermische Isolation durch das Fell eine große Rolle. Die Messungen der Wärmedurchgangszahl ergaben Werte von 1,65-2,17 kcal/m^2·h·°C.

6) Außerdem nützen Plumploris vor allem während der Aktivität die Möglichkeit eines Gegenstrom-Wärmeaustausches in den Gefäßbündeln der Extremitäten. Bei T_a = 5 °C ist ein axialer Gradient der Hauttemperaturen von 0,7-0,8 °C/cm nachweisbar.

7) Bei hohen Umgebungstemperaturen steigt die Körpertemperatur der Plumploris auf Grund unzureichender Mechanismen der Wärmeabgabe rasch an. Bei T_a = 33 °C können sie nur etwa die Hälfte der Wärmeproduktion durch Verdunstungs-

kühlung wieder abgeben. Mit steigender Umgebungstemperatur geben die Loris auch ihre geschlossene Schlafhaltung zunehmend auf. Oberhalb T_a = 35 °C beginnen sie sich einzuspeicheln.

8) Ein neugeborener Plumplori konnte seine Körpertemperatur noch nicht konstant halten. Trotz gesteigerter Wärmeproduktion fiel sie bei T_a = 15 °C in 30 Minuten von 37 auf 29,4 °C ab.
Der junge Plumplori besaß über den Achseln zwei kräftige Polster aus braunem Fettgewebe.

10) Der tägliche Wasserumsatz der Plumploris liegt bei 5% des Körpergewichtes. Überraschend ist die geringe Trinkwasseraufnahme (9 ml/24h). 80% der Wasserabgabe gehen zu Lasten der pulmocutanen Verluste. Urin und Kot spielen mit 15 bzw. 5% eine untergeordnete Rolle.

11) Plumploris können auch unter Wassermangelbedingungen ihre Wasserbilanz positiv gestalten. Neben einer Einschränkung der pulmocutanen Verluste ist dafür vor allem die hohe Konzentrierungsleistung der Niere verantwortlich. Bei den Männchen wurden maximale Urinkonzentrationen von 2500–3000 mOsmol/l gemessen.

12) Die erstaunlich hohe Konzentrierungsleistung wird durch die Struktur der Plumploriniere bestätigt (relative Marklänge = 5,78).

13) Eine Energiebilanz zeigte, daß Plumploris ca. 57 kcal/kg•24h benötigen. Davon gehen 10 kcal/kg•24h mit dem Kot und 1 kcal/kg•24h mit der Harnstoffausscheidung verloren. Etwa 46 kcal/kg•24h stehen für den Bau- und Energiestoffwechsel zur Verfügung.

F Literatur

Ackeren, H. van (1976): Temperaturregulation, Stoffwechsel und Nierenfunktion beim Chinchilla (Chinchilla lanicer Molina, 1782) und beim Viscacha (Lagostomus maximus Brookes, 1828). Dissertation Tübingen.

Aschoff, J. (1964): Die Bedeutung der Tagesperiodik für Tierhaltung und Tierexperimente. In: Weihe, W.: Die Umwelt der Versuchstiere und ihre Standardisierung im biologischen Test. Huber, Bern u. Stuttgart.

------ & Wever, R. (1958): Kern und Schale im Wärmehaushalt des Menschen. Naturwissenschaften 45, 477-485.

Barnett, C.H., Harrison, R.J. & Tomlinson, J.D.W. (1958): Variations in the venous systems of mammals. Biol. Rev. 33, 442-487.

Bazett, H.C., Mendelson, E.S., Love, L. & Libet, B. (1948): Precooling of Blood in the Arteries, Effective Heat Capacity and Evaporative Cooling as Factors Modifying Cooling of the Extremities. J.appl.Physiol. 1, 169-182.

Bradley, S.R. & Hudson, J.W. (1974): Temperature regulation in the tree shrew Tupaia glis. Comp.Biochem.Physiol. 48A, 55-60.

Charles-Dominique, P. (1971): Eco-éthologie des prosimiens du Gabon. Biologica Gabonica 7, 121-228.

Chevillard, M. (1976): Capacités thermorégulatrices d'un Lémurien malgache, Microcebus murinus (Miller, 1777). Dissertation Paris VII.

Chew, R.M. (1965): Water metabolism in mammals. In: Physiological Mammalogy II, ed. W. Mayer und R. van Gelder. Acad. Press, New York, London.

Davies, D.V. (1947): The cardiovascular system of the Slow Loris (Nycticebus tardigradus malaianus). Proc. Zool. Soc. London 117, 377-410.

Dawson, T.J. & Degabriele, R. (1973): The Cuscus (Phalanger maculatus) - a Marsupial Sloth? J. comp. Physiol. 83, 41-50.

Depocas, F. & Hart, J.S. (1957): Use of the Pauling Oxygen Analyzer for Measurement of Oxygen Consumption of Animals in Open-Circuit Systems and in a Short-Lag, Closed-Circuit Apparatus. J.appl.Physiol. 10, 388-392.

Dobler, H.-J. (1976): Development of Thermoregulation in the Newborn Lesser Bushbaby (Galago senegalensis moholi, Smith 1839). Experientia 32, 194.

Eisentraut, M. (1961): Beobachtungen über den Wärmehaushalt bei Halbaffen. Biol. Zbl. 80, 319-325.

Goffart, M. & Nys, J. (1965): Pouvoir de concentration du rein du paresseux (Choloepus hoffmanni Peters). Arch. Int. Physiol. Biochim. 73 (1), 166-168.

Herreid, C.F. & Kessel, B. (1967): The thermal conductance in birds and mammals. Comp. Biochem. Physiol. 21, 405-414.

Hildwein, G. (1972): Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. Arch. Sci. Physiol. 26, 387-400.

------ & Goffart, M. (1975): Standard metabolism and thermoregulation in a prosimian Perodicticus potto. Comp. Biochem. Physiol. 50A, 201-213.

Hiley, P.G. (1976): The thermoregulatory responses of the galago (Galago crassicaudatus), the baboon (Papio cynocephalus) and the chimpanzee (Pan satyrus) to heat stress. J. Physiol. (Lond.) 254, 657-671.

Hoffstetter, R. (1974): Phylogeny and Geographical Deployment of the Primates. J. Human Evol. 3, 327-350.

Irving, L., Scholander, P.F. & Grinnell, S.W. (1942): Experimental studies of the respiration of sloths. J. Cell. and Comp. Physiol. 20, 189-210.

Kleiber, M. (1961): The fire of life. John Wiley and Sons, Inc., New York.

------ (1972): Body size, conductance for animal heat flow and Newton's law of cooling. J. Theor. Biol. 37, 139-150.

Lemaire, M., Goffart, M., Closon, J. & Winand, R. (1969): La fonction thyroïdienne chez l'unau (Choloepus hoffmanni Peters). Gen. and compar. Endocr. 12, 181-199.

MacKenzie, J.M.D. (1929): Food of the slow loris. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 33, 971.

Manley, G.H. (1966): Prosimians as laboratory animals. In: Some recent developments in comparative medicine. Symposia of the Zoological Society of London, No. 16, 11-39. London, Academic Press.

McNab, B.K. (1970): Body weight and the energetics of temperature regulation. J. Exp. Biol. 53, 329-348.

Montagna, W., Yasuda, K. & Ellis, R.A. (1960): The skin of primates. III. The skin of the slow loris (Nycticebus coucang). Amer. J. phys. Anthrop. N.S. 19, 1-21.

Napier, J.R. & Napier, P.H. (1967): A Handbook of Living Primates. Morphology, Ecology and Behaviour of Non-human Primates. Academic Press, London, New York.

Nelson, L.E. & Asling, C.W. (1962): Metabolic rate of tree-shrews (Urogale everetti). Proc. Soc. exp. Biol. Med. 109, 602-604.

Precht, H. et al. (1973): Temperature and life. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Rudd, R.L. (1966): Body Temperatures of Malaysian Rain Forest Mammals. Pacif. Sci. 20, 472-476.

Schmidt-Nielsen, B. & O'Dell, R. (1961): Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney. Am. J. Physiol. 200 (6), 1119-1124.

Scholander, P.F., Walters, V., Hock, R. & Irving, L. (1950): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99, 225-236.

------ & Krog, J. (1957): Countercurrent Heat Exchange and Vascular Bundles in Sloths. J. appl. Physiol. 10, 405-411.

Seitz, E. (1967): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik dunkelaktiver Halbaffen der Unterfamilie Lorisinae (Flower et Lydekker, 1891). In: Starck, Schneider, Kuhn. Progress in primatology, 1st Congress of the Int. Primat. Soc., pp. 322-326. Fischer, Stuttgart.

------ (1969): Die Bedeutung geruchlicher Orientierung beim Plumplori Nycticebus coucang Boddaert 1785 (Prosimii, Lorisidae). Z. Tierpsychol. 26, 73-103.

Sperber, I. (1944): Studies on the mammalian kidney. Zoologiska bidrag från Uppsala 22, 249-431.

Straus, W.L., jr. & Wislocki, G.B. (1933): On certain Similarities between Sloths and Slow Lemurs. Bull. Mus. Comp. Zool. 74, 43-56.

Suckling, J.A., Suckling, E.D. & Walker, A. (1969): Suggested Function of the Vascular Bundles in the Limbs of Perodicticus potto. Nature 221, 379-380.

Swan, H. (1974): Thermoregulation and Bioenergetics. Amer. Elsevier Publ. Co., Inc.

Walker, A. (1970): Post-cranial Remains of the Miocene Lorisidae of East Africa. Amer. J. phys. Anthrop. 33, 239-261.

Weigold, H. (1973): Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus, Myotis myotis (Borkhausen, 1797). J. comp. Physiol. 85, 169-212.

Lebenslauf

Name:	Ewald Friedrich Müller
Geburtstag:	22.1.1946
Geburtsort:	Hohenwart bei Pforzheim
Eltern:	Willi Müller Anna Müller geb. Schwämmle
Familienstand:	verheiratet seit 13.6.1970 mit Ingrid Müller geb. Frohnheiser
Kinder:	Solveig geb. am 13.11.1970 Christoph geb. am 30.6.1976
Wohnort:	7400 Tübingen Nauklerstraße 18
Schulausbildung:	1952-1957 Volksschule Hohenwart, 1957-1966 Hebel-Gymnasium Pforzheim Abitur am 8.3.1966
Studium:	Vom SS 1968 bis SS 1974 an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen das Fach Biologie. Abschluß mit der Diplomprüfung für Biologie am 22.10.1974.
Promotion:	"Energiestoffwechsel, Temperaturregulation und Wasserhaushalt beim Plumplori (Nycticebus coucang, Boddaert 1785)" vom WS 1974/75 bis SS 1977 im Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie, Abt. Physiologische Ökologie, unter Anleitung von Prof. Dr. E. Kulzer.

Meine akademischen Lehrer waren:

Prof. Dr. D. Ammermann
Prof. Dr. E. Bünning
Prof. Dr. K.G. Grell
Prof. Dr. J. Guglielmi
Prof. Dr. W.F. Haberlandt
Prof. Dr. W. Harder
Prof. Dr. H. Krüger
Prof. Dr. E. Kulzer
Prof. Dr. K. Mägdefrau
Prof. Dr. H. Metzner
Dr. G. Mickoleit
Prof. Dr. F.P. Möhres
Prof. Dr. K. Mörike
Prof. Dr. E. Müller
Prof. Dr. H. Peters
Prof. Dr. A. Rieker
Prof. Dr. Dr. H. Ritter
Prof. Dr. W. Rüdorff
Prof. Dr. J. Schmitt
Prof. Dr. H. Schneider
Prof. Dr. V. Schwartz
Prof. W. Schweizer
Prof. Dr. B. Schwemmle
Prof. Dr. H. Seiler
Prof. Dr. W. Seyffert
Prof. Dr. D. Sperlich
Prof. Dr. Dr. G. Weitzel
Prof. Dr. K. Wöhrmann